ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 85

12

ДЕКАБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2000

УДК 581.5 + 581.4 : 582.893.6(571.1)

© Л. В. Волкова

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ЗОНТИЧНЫХ В СУБНЕМОРАЛЬНЫХ ЛЕСАХ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

L. V. VOLKOVA. BIOLOGICAL PECULIARITIES OF *APIACEAE* IN SUBNEMORAL FORESTS OF THE SOUTH-WEST SIBERIA

Изучена биология 7 видов травянистых многолетников в черневых (субнеморальных) лесах Салаира (юг Западной Сибири). Изучавшиеся виды характерны для травяного яруса лесов этого типа и встречаются здесь с высоким обилием. Это представители сем. *Apiaceae*: *Aegopodium podagraria*, *Angelica sylvestris*, *Anthriscus sylvestris*, *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum*, *Conioselinum tataricum*, *Heracleum dissectum*, *Pleurospermum uralense*. Для каждого вида описаны особенности побегообразования, характер семенного и вегетативного размножения, установлен тип и длительность онтогенеза. Определены биологические и онтогенетические черты, которые следует учитывать при описании «жизненной стратегии» видов (в понимании Т. А. Работнова).

Ключевые слова: онтогенез, биоморфа, поливариантность.

Одна из специфических особенностей черневых осиново-пихтовых лесов низкогорий Сибири — мощное развитие в них травяного яруса, формирование крупнотравных фитоценозов (Куминова, 1960; Шумилова, 1962). Травяной ярус является важным структурным компонентом подобных сообществ, во многом определяет их продуктивность и оказывает влияние на возобновление лесообразующих пород (Лащинский и др., 1991). Попытки изучения и описания структуры черневого крупнотравья немногочисленны (Зыков, 1956; Лащинский, 1982; Ронгинская, Лащинский, 1987; Ронгинская, 1988) и не дают полной картины особенностей его организации и функционирования.

В настоящей работе приводятся результаты исследования популяционной биологии наиболее типичных видов травяного яруса черневых лесов Салаирского кряжа Западной Сибири.

Для салаирских черневых лесов особенно характерно обилие и мощное развитие представителей семейства зонтичных.

Цель работы — на основании анализа онтоморфогенеза видов выявить те особенности их биологии, которые имеют адаптивное значение и обеспечивают сохранение высокой ценотической роли зонтичных в травяном ярусе черневых лесов. Совокупность подобных адаптаций Т. А. Работнов (1975) предложил называть «жизненная стратегия» видов.

Материал и методика

Изучены 7 видов сем. *Apiaceae*: *Aegopodium podagraria* L., *Angelica sylvestris* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Bupleurum longifolium* L. subsp. *aureum* (Fisch. ex Hoffm.) Soó, *Conioselinum tataricum* Hoffm., *Heracleum dissectum* Ledeb., *Pleurospermum uralense* Hoffm. Это обычные виды сибирской флоры, широко распространенные и за пределами черневых лесов (Пименов, 1996). В последних же они приурочены не только к крупнотравным ценозам, но произрастают в широком спектре эколого-ценотических условий. Среди объектов исследования — ценные лекарственные,

кормовые, медоносные растения, а также виды, способные доминировать в травяном покрове растительных сообществ.

В работе использовалась единая методика сбора и обработки материала (Диагнозы..., 1983). Периодизация онтогенеза проводилась по общепринятой схеме (Ценопопуляции..., 1976). При изучении семенной продуктивности видов опирались на представления И. В. Вайнагий (1974) и методику, специально разработанную для зонтичных (Тюрина, 1984а). Эффективность плодоношения оценивалась «коэффициентом продуктивности» плодоношения (КП) (Методические..., 1980), который показывает процент семяпочек, развившихся в семена. Полевое определение всхожести семян проводилось на площадках малого размера (0.25 м²), что в условиях крупнотравных ценозов имитирует подсев в естественный травостой, а также на делянках в питомнике, где воздействие травяного и древесного ярусов устранялось. Изучение видов проведено не только в коренных, но и в производных сообществах подпояса черневых лесов, а в ряде случаев и за его пределами, в сообществах подпояса березово- и лиственнично-сосновых лесов Салаира.

Большая часть материалов этих исследований опубликована автором ранее (Васильева, Лащинский, 1987; Васильева, 1989; Волкова, 1989, 1991, 1992, и др.). Для *Conioselinum tataricum* и *Pleurospermum uralense* подобные данные получены впервые.

Результаты и обсуждение

Общая черта биологии изученных видов — продолжительный латентный период (стадия покоящихся семян).

По ритму цветения—плодоношения крупнотравные зонтичные образуют почти непрерывный ряд, который начинает *Anthriscus sylvestris* (зацветает в конце мая—начале июня) и завершают *Angelica sylvestris* и *Conioselinum tataricum*, цветущие уже в августе. В естественных ценозах семена зонтичных созревают и осыпаются с середины лета и до поздней осени, но у всех видов прорастают только весной, после перезимовывания. Некоторая часть семян (от 5 до 40 %) прорастает лишь на 2—3-й год после осыпания. Для *Anthriscus sylvestris*, *Heracleum dissectum*, *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum* это подтверждают и другие авторы (Кормовые..., 1956; Израильсон, 1969; Сацыперова, 1977, и др.). Продолжительность латентного периода в онтогенезе составляет, следовательно, не менее 8—11 мес. и может увеличиваться до 2—3 лет.

У всех изучавшихся видов семена к моменту созревания содержат недоразвитый, слабо дифференцированный зародыш, что, по-видимому, характерно для большинства зонтичных подсемейства *Apioideae* (Денисова, 1961; Тюрина и др., 1976; Тюрина, 1984б). Семена подобного типа нуждаются в длительной стратификации, во время которой происходит дозревание в них зародыша. Необходимым условием нормального дозревания часто является воздействие пониженных температур — около 0—+4 °С (Грушвицкий и др., 1968; Николаева и др., 1985). По сведениям Т. А. Работнова, у *Anthriscus sylvestris* всхожесть «непромороженных» семян составляет всего 1 %, а семян, прошедших стратификацию холодом, — 89.5 % (Кормовые..., 1956). В наших экспериментах без периода охлаждения (после 9 мес. сухого хранения при комнатной температуре) семена проросли только у *Angelica sylvestris*. Всхожесть их составила 1—34 %.

Увеличение продолжительности латентного периода до 2—3 лет связано с характерной для зонтичных разнокачественностью семян по степени развития зародыша в зависимости от положения на побеге (Грушвицкий и др., 1968; Израильсон, 1970; Ткаченко, 1985). Семена, менее развитые к моменту осыпания, нуждаются в более длительном периоде покоя или в повторной «холодной» стратификации (Ворошилов, 1960; Николаева и др., 1985). У борщевиков, по данным И. Ф. Сацыперовой (1977), весной 1-го года прорастает 56—78 % семян, остальные прорастают в течение 2 последующих лет. У *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum* в луговых ценозах Салаира

на протяжении весны 1-го года прорастают все жизнеспособные семена, а в лесных ценозах 6—27 % семян прорастает только на 2-й год (Волкова, 1989).

Учитывая, что семена зонтичных быстро теряют всхожесть и не образуют почвенных банков (Кормовые..., 1956; Николаева и др., 1985), увеличение продолжительности латентного периода играет роль сохранения некоторого резерва. Способность семян *Angelica sylvestris* прорастать при менее жестком режиме стратификации, вероятно, дает определенные преимущества виду и может рассматриваться как элемент его жизненной стратегии.

По типу побегов изученные зонтичные относятся к розеткообразующим травам. Растения производят монокарпические побеги полурозеточного типа, обычно ди-полициклические, реже моноциклические. Наибольшей продолжительностью жизни отличается осевой (материнский) побег. На протяжении ряда лет он нарастает моноподиально, ежегодно образуя розетку листьев на укороченном стебле. По завершении вегетационного сезона ассимилирующая часть побегов отмирает, а укороченная стеблевая погружается в подстилку и почву, образуя многолетние органы. У стержнекорневых видов (*Angelica sylvestris*, *Pleurospermum uralense* и др.) они представлены каудексом, у корневищных — более или менее плагиотропным эпигеогенным корневищем (*Conioselinum tataricum*, *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum*) или системой гипо- и эпигеогенных корневищ (*Aegopodium podagraria*). При формировании многолетних органов пазушные почки годичных побегов погружаются в подстилку и почву и становятся спящими. Отрастание побегов из них начинается обычно по достижении имматурного или виргинильного возрастного состояния.

У растений монокарпического типа верхушечная почка материнского побега по истечении ряда лет развивается в удлиненный облиственный репродуктивный побег, несущий соцветия (побеги с полным циклом развития). После цветения и плодоношения материнской оси онтогенез особи завершается, растение полностью отмирает. У настоящих многолетних поликарпиков осевой побег редко зацветает, обычно отмирает в вегетативном состоянии (неполный цикл развития). Дальнейшее существование особи обеспечивают побеги, отрастающие из почек возобновления. По способности к образованию побегов из почек возобновления и дальнейшей их судьбе изученные виды неравноценны, что сказывается на характере и продолжительности онтогенеза, способности к вегетативному размножению и в конечном счете на жизненной стратегии видов.

Растения *Pleurospermum uralense* в условиях черневых лесов на протяжении всего онтогенеза остаются однопобеговыми и в норме совсем не образуют почек возобновления. Только в случае травматического повреждения материнской оси у генеративных особей наблюдается формирование почки возобновления, из которой развивается замещающий побег, зацветающий в тот же вегетационный сезон. В то же время в сообществах подпояса березово-сосновых лесов Салаира у молодых, прегенеративных, особей этого вида обнаружено регулярное образование почек возобновления и отрастание побегов из них (Волкова, 1993а). Эти побеги симподиально сменяют друг друга, что позволяет особям неопределенно долго существовать в прегенеративном состоянии, а виду — сохраняться в условиях, при которых цветение, плодоношение и семенное размножение затруднены. Таким образом, у *Pleurospermum uralense* потенциальная способность к формированию почек возобновления и побегов из них имеется, но реализуется только в экстремальных ситуациях.

У остальных видов в основании розеточных побегов ежегодно формируются пазушные почки, из которых впоследствии развиваются дочерние побеги, повторяющие развитие материнского. У монокарпических особей они либо не завершают цикла развития (остаются вегетативными), либо зацветают одновременно с материнским побегом, в том и другом случае отмирая после цветения материнской оси. У поликарпических особей дочерние побеги, симподиально сменяя друг друга, обеспечивают существование особи после гибели материнского побега.

Растения *Angelica sylvestris* во взрослом состоянии имеют по 3—4 дочерних побега, нередко наблюдается отрастание побегов не только 2-го, но и 3-го порядка

(Винокурова, 1994). В литературе отмечается вероятность существования у *Angelica sylvestris* особей, переходных от монокарпических к поликарпическим (Кормовые..., 1956), но в условиях черневых лесов Салаира, по данным Е. И. Винокуровой (1994), настоящего перехода к поликарпичности у этого вида не наблюдается. Дочерние побеги если и зацветают, то одновременно с материнским, и отмирают вместе со всем растением после единственного плодоношения. Как и у *Pleurospermum uralense*, постгенеративный период в онтогенезе отсутствует, оба вида — типичные монокарпики. Продолжительность онтогенеза обоих видов не превышает 5—7(10) лет.[1]

Онтогенез различных видов рода *Heracleum* L. подробно описан в работах И. Ф. Сацыперовой (1977). У *Heracleum dissectum* материнский побег, отплодоносив, отмирает только в надземной части, как и все последующие побеги. У монокарпических особей подземная часть нередко отмирает только к весне следующего года, т. е. в онтогенезе появляется непродолжительный постгенеративный период. У поликарпических особей дочерние побеги обычно проходят полный цикл развития и в свою очередь зацветают.

Существование поликарпических форм наряду с монокарпическими — характерная особенность борщевиков секции *Heracleum* (Сацыперова, 1977). У разных видов число поликарпических особей может достигать 75—96 %. Т. А. Работнов (Кормовые..., 1956) предполагал, что у борщевиков соотношение особей с разной кратностью плодоношения определяется условиями обитания. Доля поликарпических особей *Heracleum dissectum* в осиновых лесах Салаира составляет около 73 %, причем нередко встречаются растения со следами 5—6-кратного цветения. В луговых ценопопуляциях поликарпических форм меньше — около 57 %, среди них преобладают дикарпические особи (75 %). Следовательно, склонность к поликарпичности у *Heracleum dissectum* ярче выражена при его произрастании под пологом лесных ценозов. Поскольку кратность повторных цветений в целом невелика (обычно 3—4), видимо, правильнее относить такие растения к олигокарпическим, а не к типичным многолетним поликарпикам.

В результате неоднократного появления и развития дочерних побегов у олигокарпических особей формируется мощный каудекс, часто разветвленный. С возрастом в нем начинаются некротические процессы, но это редко приводит к полной партикуляции. *Heracleum dissectum* как в луговых, так и в лесных фитоценозах на протяжении всего онтогенеза сохраняет моноцентрический тип биоморфы (классификация по: Смирнова и др., 1976). Вегетативное размножение не характерно для вида.

Продолжительность онтогенеза у монокарпических форм *Heracleum dissectum* составляет 5—7 лет, за счет перехода к олигокарпичности увеличивается до 20 лет.

Anthriscus sylvestris также является типичным стержнекорневым растением. Очень полиморфный вид: описывается то как дву-малолетний монокарпик, то как поликарпик (Голубев, 1962). П. Г. Горовой (1966) относит его к «замещающим (возобновляющимся) двулетникам», в трактовке В. Н. Ворошилова (1960). В отличие от рассмотренных видов у *Anthriscus sylvestris* дочерние побеги уже с момента появления формируются как парциальные образования: в 1-й же год жизни они развивают собственный стержневой корень. Материнский побег после плодоношения полностью отмирает, что приводит к обособлению партикул, т. е. сопровождается вегетативным размножением. Образующиеся при этом клоны обычно компактны и существуют как единое целое. В литературе описаны клоны *Anthriscus sylvestris*, которые включали от 20 до 50 растений (Кормовые..., 1956). Е. Л. Нухимовский (1973) предложил называть подобные клоны «кондивидуумами», а процесс их развития «синонтогенезом». В пределах такого клона дочерние особи развиваются как монокарпики, сами же клоны следует рассматривать как поликарпические

---

[1] Винокурова (1994) указывает для *Angelica sylvestris* на Салаире продолжительность онтогенеза до 20 лет. Вероятно, автор воспользовался ошибочным методом определения абсолютного возраста растений, что привело к его завышению. Наши данные совпадают с имеющимися в литературе, где указывается, что зацветание у *A. sylvestris* происходит на 5—10-й год жизни (Кормовые..., 1956).

образования, сходные с многолетниками неявнополицентрического типа. Аналогичный способ вегетативного размножения описан для некоторых дальневосточных видов *Angelica* (Горовой, 1966). Продолжительность синонтогенеза клонов *Anthriscus sylvestris* не менее 20—25 лет (Нухимовский, 1973), возраст особей в пределах клона составляет 5—8 лет.

На лесных крупнотравных лугах Салаира около 40 % особей не образуют дочерних побегов и развиваются как типичные монокарпики. Под пологом осиновых лесов практически все обследованные особи *Anthriscus sylvestris* представляли собой элементы существующего клона или инициальную стадию нового и имели парциальные побеги. Возраст цветущих растений в осиновых лесах оказался ниже (4—7, в среднем 5.9 ± 0.3 года), чем на лесных лугах (7—8, в среднем 6.7 ± 0.4 года). Это может быть свидетельством преимущественно вегетативного происхождения большей части взрослых особей *Anthriscus sylvestris* в лесных ценопопуляциях вида.

В целом, для группы стержнекорневых каудальных зонтичных характерно повышение активности побегообразования в лесных ценозах и увеличение здесь продолжительности онтогенеза. Его продолжительность у монокарпических видов и форм составляет от 5—7 до 8—10 лет, у поликарпических увеличивается до 20—25 лет. Постгенеративный период в онтогенезе, как правило, не выражен. Вегетативное разрастание и размножение не характерны для видов этой группы. Исключение составляет *Anthriscus sylvestris* при произрастании в форме клонов.

Другая группа зонтичных, характерных для крупнотравных фитоценозов, представлена настоящими многолетними поликарпиками. Это короткокорневищные *Conioselinum tataricum*, *Bupleurum longifoium* subsp. *aureum* и длиннокорневищное растение *Aegopodium podagraria*. Все 3 вида также являются полурозеточными травами. В отличие от стержнекорневых корневищные зонтичные характеризуются более продолжительным и, как правило, полночленным онтогенезом с продолжительным генеративным и отчетливо выраженным постгенеративным периодом.

Conioselinum tataricum отличается от изученных зонтичных тем, что розеточность побегов и моноподиальность их нарастания сохраняются только на ювенильном этапе развития. Начиная с имматурного состояния растения производят только удлиненные («безрозеточные») моноциклические побеги, отрастающие симподиально (Волкова, 1993б). Как и у типичных полурозеточных видов, базальная часть удлиненных годичных побегов образована укороченными междоузлиями, несет сближенные чешуевидные листья с пазушными почками возобновления и является многолетней. Растения подобного типа относят к ложнобезрозеточным (Ворошилов, 1960). Корневище эпигеогенного типа, обычно одноосное, неветвящееся, так как растения чаще всего развивают единственный годичный побег. Главный корень сохраняется только у молодых особей и к началу генеративного периода отмирает. В особо благоприятных условиях обитания, на лесных лугах в хорошо увлажненных экотопах, иногда отмечаются 2—3-побеговые растения. У таких особей наблюдается незначительное вегетативное разрастание. На завершающих этапах онтогенеза у них происходит вегетативное размножение в результате старческой партикуляции. Дочерние особи сближены и по возрастному состоянию не отличаются от материнской. По характеру экобиоморфы *Conioselinum tataricum* следует относить к неявнополицентрическому типу. Продолжительность онтогенеза в различных условиях обитания примерно одинакова и составляет 30—35 лет.

Среди изученных зонтичных *Conioselinum tataricum* выделяется своеобразным ритмом сезонного развития. У него обнаружена способность переходить в состояние летнего покоя, что не характерно для видов местной флоры. Анализ совокупности биологических и онтогенетических особенностей вида позволяет предположить, что *Conioselinum tataricum* не является типичным представителем черневого крупнотравья как ценогенетической группы (Волкова, 1993б). Становление вида происходило в иных эколого-ценотических условиях.

Bupleurum longifolium subsp. *aureum* — типичное короткокорневищное растение. Среди крупнотравных зонтичных это наиболее пластичный вид, отличается значи-

тельной поливариантностью онтогенеза (Волкова, 1989, 1991). В основе поливариантности лежит изменение темпов развития побегов и особей, что связано главным образом с освещенностью местообитания.

В условиях открытых луговых ценозов растения производят преимущественно ди-трициклические побеги, темпы развития особей ускоренные. При произрастании на настоящих суходольных лугах ускорение темпов развития сопровождается усилением роли главного корня, наблюдается редукция корневища (Васильева, 1989). Возможно появление моно- или олигокарпических особей. Вегетативного разрастания и вегетативного размножения не происходит. На протяжении всего онтогенеза особь существует как моноцентрическое образование. Растения по жизненной форме сходны со стержнекорневыми каудальными. Это повышает устойчивость особей в условиях обостренной корневой конкуренции, а ускоренные темпы развития способствуют быстрому получению семенной продукции.

На лесных крупнотравных лугах темпы развития более продолжительные. Побеги взрослых особей преимущественно моно-дициклические. Наблюдаются формирование мощных, многопобеговых особей и некоторое их вегетативное разрастание. *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum* в подобных ценозах представлена неявнополицентрическим типом экобиоморфы. Вегетативное размножение растений происходит по типу сенильной партикуляции: в конце генеративного периода и без омоложения дочернего потомства. Возникающие при этом клоны компактны.

Под пологом лесных ценозов онтогенез особей и побегов замедляется. Побеги взрослых особей полициклические, 5—6-летние. Вегетативное разрастание более выражено, чем на крупнотравных лугах. В осиновых крупнотравных лесах вегетативное размножение происходит в молодом и средневозрастном генеративном состояниях и сопровождается некоторым омоложением потомства (зрелая или нормальная партикуляция). Образующиеся клоны рыхлые, с неопределенными границами. *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum* представлена здесь неявнополицентрическим типом биоморфы.

Пихтовые, осиново-пихтовые, молодые загущенные (производные) осиновые леса неблагоприятны для произрастания светолюбивых видов. Как реакция на подобные условия обитания отмечается общее снижение жизненности *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum*, неполночленность онтогенеза (пропуск отдельных фаз генеративного периода). Темпы развития как отдельных побегов, так и особей в целом настолько замедляются, что это приводит к заметному вегетативному разрастанию особей. По характеру биоморфы *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum* в подобных ценозах сходна с растениями явнополицентрического типа. Вегетативное размножение начинается уже в виргинильном возрастном состоянии и приводит к формированию клонов, в которых дочерние особи находятся на прегенеративном этапе развития. Омоложенное вегетативное потомство появляется и при распаде субсенильных (квазисенильных) особей.

Вегетативное размножение *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum* под пологом лесных ценозов компенсирует снижение репродуктивной функции растений в условиях недостаточной освещенности.

Продолжительность онтогенеза этого вида варьирует от 10—15 лет на суходольных лугах до 25—30 лет в крупнотравных ценозах, а под пологом пихтовых лесов неопределенно увеличивается в основном за счет долгого пребывания растений в прегенеративном состоянии и составляет не менее 40—45 лет.

Aegopodium podagraria — единственное среди зонтичных крупнотравья длиннокорневищное растение. Как один из доминантов травостоя европейских широколиственных лесов этот вид неоднократно привлекал внимание исследователей. Периодизацию онтогенеза и описание возрастных состояний сныти выполнила О. В. Смирнова (1967).

Растения развивают побеги 2 типов: надземные ортотропные (ассимилирующие) и подземные плагиотропные (гипогеогенные корневища). Взрослое растение представляет собой сложную систему из надземных побегов, растущих гипогеогенных

корневищ и коммуникационных корневищ, связывающих отдельные парциальные побеги (кусты) в единое целое. В естественных ценозах скорость нарастания плагиотропных корневищ составляет 20—30 см в год (Рысина, 1973; Смирнова, 1974). Постоянное их появление обеспечивает непрерывное разрастание особей, захват освобождающихся участков в ценозе. *Aegopodium podagraria* — яркий представитель явнополицентрического типа экобиоморфы.

Коммуникационные корневища недолговечны (2—3 года). Их разрушение приводит к вегетативному размножению. Дочерние особи по возрастному состоянию соответствуют материнской и тоже представляют собой системы из 2—3 взаимосвязанных парциалей, реже отдельные парциальные побеги.

К вегетативному размножению у сныти приступают генеративные особи, достигшие определенной мощности. При этом Смирнова (1967) считает, что признаки прегенеративных состояний могут наблюдаться только у растений семенного происхождения. А к генеративным относит все особи вегетативного происхождения без явных признаков сенильности независимо от наличия у них репродуктивных побегов, рассматривая их как «потенциально генеративные». Трудно согласиться с таким подходом, поскольку монокарпические растения, например, изначально «потенциально генеративные», однако онтогенетические этапы у них все же выделяют.

В естественных условиях обитания всходы *Aegopodium podagraria* обнаруживаются крайне редко (Шик, 1953; Смирнова, 1967, 1974). В наших исследованиях мы также обнаруживаем лишь единичные всходы этого вида и полное отсутствие молодых растений семенного происхождения. В то же время в обследованных ценопопуляциях этого вида на Салаире значительная часть особей явно вегетативного происхождения по признакам развития надземной и подземной сферы соответствует описанию виргинильных и даже имматурных растений (за исключением признака наличия главного корня или его остатков). Можно предположить, что в ценопопуляциях сныти на Салаире максимум вегетативного размножения смещен на более ранние этапы онтогенеза, чем это наблюдается в европейских дубравах. Косвенным подтверждением может послужить сравнительный анализ морфометрических признаков парциальных побегов как основной структурной единицы особи. По данным Смирновой (1967 : 109), в травяном покрове дубрав окончательный габитус и максимальная мощность парциальных побегов формируются к концу генеративного периода (максимальные размеры побегов и листьев, максимальная расчлененность листовых пластинок). В крупнотравных фитоценозах Салаира максимальные показатели развития побегов сныти регистрируются у молодых и средневозрастных генеративных особей. Вероятно, именно эти возрастные группы наиболее активно участвуют в вегетативном размножении, что и приводит к «омоложению», появлению дочернего потомства виргинильного состояния и моложе.

У корневищных растений с интенсивным вегетативным размножением определить продолжительность онтогенеза не представляется возможным. По мнению исследователей, минимальная продолжительность онтогенеза *Aegopodium podagraria* составляет не менее 50 лет, а в благоприятных условиях существования — до 100 лет (Смирнова, Торопова, 1974).

Существенный элемент жизненной стратегии видов — стратегия репродукции. Размножение изученных видов происходит исключительно или преимущественно семенным путем (за исключением *Aegopodium podagraria*). Особенности плодоношения и семенного размножения зонтичных на Салаире ранее уже рассматривались автором (Волкова, 1992, 1993в). В настоящей работе необходимо отметить следующие черты репродуктивной биологии зонтичных.

Максимальную семенную продуктивность, высокую эффективность и относительную стабильность показателей плодоношения демонстрируют типичные малолетние монокарпики — *Pleurospermum uralense* и *Angelica sylvestris* (см. таблицу). С появлением способности к вегетативному размножению (*Anthriscus sylvestris*) или с увеличением продолжительности онтогенеза за счет перехода к олигокарпичности (*Heracleum dissectum*) семенная продуктивность стержнекорневых зонтичных снижа-

Некоторые биологические показатели зонтичных в черневых лесах Салаира

Вид	Жизненная форма	Продолжительность онтогенеза, лет	Семенная продуктивность, шт./особь	Коэффициент продуктивности плодоношения, %	Всхожесть семян, %	
					лабораторная*	полевая**
Pleurosperum uralense	СК, М	5—7	8000—11000	79—95	35—40	2—18
Angelica sylvestris	СК, М	5—10	8000—12000	38—59	25—40	10—16
Heracleum dissectum	СК, М/О	от 5—10 до 20	2000—3000	44—50	40—75	22—48
Anthriscus sylvestris	СК, М клонообразующий	от 5—10 до 20—25 (клоны)	1000—2000	32—33	50—55 (90)	13—42
Conioselinum tataricum	КК, П	30—35	500—900	34—77	—	0
Bupleurum longifolium subsp. *aureum*	КК, П	от 10—15 до 40—45	130—550	19—36	90—98	8—77
Aegopodium podagraria	ДК, П	50—100	2000—3000	70—80	45—50	10—18

Примечание. СК — стержнекорневой вид, КК — короткокорневищный, ДК — длиннокорневищный; М — моно-, О — олиго-, П — поликарпик. * — литературные данные, ** — собственные данные, прочерк — данные отсутствуют.

ется. Наименьшей семенной продуктивностью характеризуются настоящие многолетние поликарпики или корневищные зонтичные. Для них же характерны значительная погодичная изменчивость показателей репродукции и невысокая эффективность плодоношения. У *Conioselinum tataricum* в отдельные годы полноценные семена, вероятно, вообще не успевают вызревать до конца вегетационного сезона (Волкова, 1993б).

Прослеживается тенденция к снижению репродукции семян при увеличении продолжительности онтогенеза. Отмеченную тенденцию нарушают данные, полученные для *Aegopodium podagraria*. У этого вида, способного существовать в ценозах на основе активного вегетативного размножения, обнаружены значительная семенная продуктивность и необычно высокий коэффициент продуктивности плодоношения — до 80 % (см. таблицу). По величине и динамике показателей плодоношения *Aegopodium podagraria* в крупнотравных ценозах более сходна со стержнекорневыми малолетниками, чем с настоящими многолетними поликарпиками. Подобное положение, по-видимому, отражает постоянную готовность вида к размножению семенным путем, что можно рассматривать как элемент жизненной стратегии вида. Для видов, самоподдержание которых осуществляется преимущественно вегетативным путем, семенное воспроизводство играет важную роль, так как обеспечивает обновление генетического материала в популяции. Это повышает их устойчивость и препятствует старению и вырождению клонов (Грант, 1984; Ценопопуляции..., 1988).

В таблице приведены данные о семенной продуктивности растений на лесных крупнотравных лугах. Под пологом осиновых лесов семенная продуктивность у всех видов снижается в 2—3 раза главным образом за счет уменьшения числа боковых соцветий. В осиново-пихтовых и пихтовых лесах низкая освещенность приводит к резкому угнетению репродуктивных функций. Растения редко цветут и плодоносят, часто наблюдается полное отсутствие генеративных особей.

Снижение семенной продуктивности зонтичных в лесных ценозах компенсируется переходом к поликарпичности (стержнекорневые зонтичные) или усилением роли вегетативного размножения (*Bupleurum longifolium* subsp. *aureum*, *Aegopodium podagraria*). У *Conioselinum tataricum* подобный механизм компенсации, как было показано выше, отсутствует.

Следует отметить, что сравнение полученных нами показателей плодоношения с имеющимися в литературе данными, полученными для этих же видов в других

регионах их распространения (Тюрина и др., 1976; Тюрина, 1979 и др.), показывает более высокие значения на Салаире. Для володушки золотистой установлено более высокое качество семян салаирской популяции по сравнению с алтайской и равнинной западносибирской (Волкова, 1989).

Лабораторная всхожесть семян изученных видов, по сведениям различных авторов, составляет не менее 26—50 % (см. таблицу). Литературные и собственные данные о полевой всхожести семян этих видов противоречивы.

В наших исследованиях при проращивании семян зонтичных в естественных ценозах всхожесть их колебалась от 10—20 до 80 %, значительно варьируя у одного и того же вида (см. таблицу). Так, например, всхожесть семян *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum* под пологом пихтового леса не превышает 8—17 %, в осиновом лесу составляет около 50 %, в луговых местообитаниях — почти 80 %. При этом на луговых участках удаление растительного опада с поверхности почвы снижает всхожесть семян почти вдвое (Волкова, 1992). По-видимому, для успешного прорастания семян и выживания всходов зонтичных значение имеют не только температурный режим перезимовывания, но также влажность и освещенность поверхностного слоя почвы и подстилки в период прорастания, наличие, а возможно и характер, растительного опада.

У *Conioselinum tataricum* при подсеве семян в травостой прорастание не зарегистрировано. В то же время при посеве в питомнике, где воздействие древесного и травяного ярусов устранялось, всхожесть достигала 75—78 %. Семенное размножение *Conioselinum tataricum* в черневых лесах затруднено не только в связи с особенностями его биологии (невысокая семенная продуктивность, неежегодное вызревание семян). Существенную роль играет фитоценотический фактор.

Одна из характерных особенностей экологии черневых лесов Салаира — отсутствие зимнего промерзания почвы (Экология..., 1991). Только в отдельные, особенно холодные и малоснежные, зимы температура поверхности почвы может опускаться до отрицательной, обычно же сохраняется около 0 °С. Это соответствует биологии семян зонтичных и обеспечивает успешность их естественной стратификации. Всхожесть семян и устойчивость проростков определяются конкретными условиями обитания. К благоприятным факторам следует отнести невысокую задерненность почвы, умеренную (не избыточную) влажность и освещенность поверхности почвы в период прорастания семян. Оптимальное сочетание этих условий обнаруживается в крупнотравных фитоценозах Салаира, что обеспечивает здесь эффективное семенное размножение большинства изученных видов.

Активность вегетативного размножения зонтичных, как отмечалось выше, зависит от побегообразовательной способности вида и возрастает в условиях лесных ценозов. Благоприятным фактором является отсутствие задернения, что характерно для крупнотравных ценозов черневых лесов.

Заключение

В крупнотравных ценозах черневых лесов Салаирского кряжа изученные виды полностью проходят онтогенез, регулярно цветут и плодоносят, демонстрируют хорошую всхожесть семян. Это свидетельствует о соответствии экологического режима крупнотравных сообществ биологическим требованиям видов.

Репродуктивные способности большинства зонтичных крупнотравных ценозов следует рассматривать как высокие, достаточные для самоподдержания ценопопуляций семенным путем. Максимальную семенную продуктивность, высокую эффективность и относительную стабильность показателей плодоношения демонстрируют стержнекорневые монокарпические виды (*Pleurospermum uralense*, *Angelica sylvestris*). Минимальные показатели и значительная зависимость их от условий вегетационных сезонов характерны для короткокорневищных поликарпических зонтичных (*Bupleurum longifolium* subsp. *aureum*, *Conioselinum tataricum*).

Семенное размножение *Conioselinum tataricum* в ценозах затруднено, что связано как с биологическими особенностями вида (невысокая семенная продуктивность, неежегодное вызревание семян), так и с неблагоприятной для вида ценотической обстановкой.

Размножение *Aegopodium podagraria* осуществляется преимущественно вегетативным путем, но при этом растения сохраняют высокий репродуктивный потенциал, что обеспечивает возможность семенного возобновления вида.

Для большинства зонтичных характерна значительная поливариантность онтогенеза, главным образом динамическая — по темпам развития побегов и особей. У отдельных видов наблюдается также поливариантность размножения (*Anthriscus sylvestris*, *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum*). На основе этих типов поливариантности происходит адаптация видов к произрастанию в крупнотравных ценозах с различной напряженностью эколого-ценотических факторов (освещенность, корневая конкуренция), а также расширение эколого-ценотического ареала.

Наиболее консервативны малолетние стержнекорневые монокарпические зонтичные, которые на изменение условий обитания реагируют главным образом изменением параметров плодоношения и в меньшей степени изменением темпов развития побегов и особей. Максимальную лабильность онтогенеза демонстрирует *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum* — короткокорневищный многолетник, типичный поликарпик. В зависимости от условий обитания у этого вида наблюдается изменчивость экобиоморфы от моноцентрической, сходной с таковой у стержнекорневых видов, до близкой к явнополицентрической, имитирующей биоморфу длиннокорневищных растений. Высокая пластичность вида обеспечивает участие его ценопопуляций в сложении травяного яруса широкого спектра луговых и лесных фитоценозов.

В качестве элементов жизненной стратегии, имеющих наибольшее адаптивное значение для ценопопуляций изученных зонтичных, следует рассматривать: 1) интенсивность побегообразования особей; 2) способность к образованию моно- и поликарпических форм; 3) способность к реализации различных путей онтогенеза: простого (индивидуальный), сложного (кондивидуальный, или синонтогенез); 4) характеристики семенного и вегетативного типов размножения (периодичность, интенсивность, наличие и степень омоложения вегетативного потомства и т. п.); 5) выраженность и соотношение семенного и вегетативного типов размножения в онтогенезе.

Анализ указанных элементов с учетом структуры ценопопуляций видов в различных ценозах позволяет описывать жизненную стратегию зонтичных и их позиции в черневых лесах Салаирского кряжа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826—830.

Васильева Л. В., Лащинский Ник. Н. Особенности онтогенеза *Bupleurum aureum* Fisch. в черневых лесах Салаира // Раст. ресурсы. 1987. Т. 23. Вып. 3. С. 397—405.

Васильева Л. В. Ценопопуляции володушки золотистой (*Bupleurum longifolium* L. subsp. *aureum* Fisch.) в сукцессионном ряду луговых сообществ Салаира // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1989. Вып. 1. С. 55—61.

Винокурова Е. Ю. Терпентоиды в онтогенезе *Angelica sylvestris* L. черневых лесов Салаира: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1994. 17 с.

Волкова Л. В. Володушка золотистая *Bupleurum aureum* Fisch. как элемент «коллективного эдификатора» черневого крупнотравья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1989. 14 с.

Волкова Л. В. Стратегия жизни володушки золотистой на Салаире // Стратегия жизни видов растений в разнообразии растительного покрова. Новосибирск, 1991. С. 36—53.

Волкова Л. В. Репродуктивная биология володушки золотистой на Салаире. 1992. Деп. в ВИНИТИ, № 746—В92. 20 с.

Волкова Л. В. Влияние экологического и высотного градиента на структуру ценопопуляций ребероплодника уральского // Экология. 1993а. № 5. С. 16—23.

Волкова Л. В. Онтогенез и особенности биологии гирчовника татарского. 1993б. Деп. в ВИНИТИ, № 584—В93. 13 с.

Волкова Л. В. Плодоношение зонтичных в черневых лесах Салаира // Сиб. биол. журн. 1993в. № 4. С. 65—69.

Ворошилов В. Н. Ритм развития у растений. М., 1960. 135 с.

Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Воронеж, 1962. 512 с.

Горовой П. Г. Зонтичные Приморья и Приамурья. М.; Л., 1966. 294 с.

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.

Грушвицкий И. В., Дюрягина Г. П., Израильсон В. Ф. Некоторые особенности дозревания семян с недоразвитым зародышем у растений Юго-Восточного Алтая // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1968. № 10. Вып. 2. С. 3—9.

Денисова Г. А. Об особенностях развития зародыша в семенах некоторых зонтичных // Докл. АН СССР. 1961. Т. 139. № 4. С. 999—1001.

Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1983. Ч. 2. 96 с.

Зыков И. В. Факторы высокотравья в горных ландшафтах // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 8. С. 1208—1212.

Израильсон В. Ф. Затрудненное прорастание семян видов рода *Bupleurum* L. Юго-Восточного Алтая и способы его преодоления: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1969. 24 с.

Израильсон В. Ф. О разнокачественности зрелых семян володушки золотистой в зависимости от их местоположения на растении // Эколого-морфологические и биохимические особенности полезных растений дикорастущей флоры Сибири. Новосибирск, 1970. С. 127—132.

Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. *Umbelliferae* — зонтичные. М.; Л., 1956. Т. 3. С. 87—192.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

Лащинский Н. Н. мл. Структура черневого высокотравья // Матер. XX Всесоюз. конф. «Студент и научно-технический прогресс». Новосибирск, 1982. С. 80—85.

Лащинский Н. Н., Махатков И. Д., Лащинский Н. Н. мл. Влияние травостоя на возобновление древесных пород в черневых лесах Салаира // Лесоведение. 1991. № 1. С. 66—69.

Методические указания по семеноведению интродуцентов. М., 1980. 64 с.

Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., 1985. 347 с.

Нухимовский Е. Л. О соотношении понятий «партикуляция» и «вегетативное размножение» // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. № 5. С. 107—120.

Пименов М. Г. Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 123—194.

Работнов Т. А. Изучение ценотических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 5—17.

Ронгинская А. В. Динамические процессы в луговых фитоценозах Салаира. Новосибирск, 1988. 159 с.

Ронгинская А. В., Лащинский Н. Н. Сукцессионная и антропогенная динамика крупнотравных полянных сообществ Салаира. Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск, 1987. С. 104—111.

Рысина Г. П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М., 1973. 216 с.

Сацыперова И. Ф. Особенности онтогенеза у видов *Heracleum* L. флоры СССР // Раст. ресурсы. 1977. Т. 13. Вып. 3. С. 435—449.

Смирнова О. В. Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой (*Carex pilosa* Scop.) и сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) // Онтогенез и возрастные состояния популяций цветковых растений. М., 1967. С. 100—114.

Смирнова О. В. Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросом самоподдержания популяций // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М., 1974. С. 168—195.

Смирнова О. В., Торопова Н. А. О сходстве жизненных циклов и возрастного состава ценопопуляций некоторых длиннокорневищных растений дубрав // Там же. 1974. С. 56—69.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 14—43.

Ткаченко К. Г. Семенная продуктивность и качество семян у некоторых видов рода *Heracleum* L., интродуцированных в Ленинградскую область // Раст. ресурсы. 1985. Т. 21. Вып. 3. С. 315—319.

Тюрина Е. В. Семенная продуктивность зонтичных (*Umbelliferae*) в условиях высокогорий Юго-Восточного Алтая // Экология и биология высокогорных растений. Проблемы ботаники. М., 1979. Т. 14. Вып. 2. С. 24—80.

Тюрина Е. В. К методике определения семенной продуктивности видов сем. *Apiaceae* // Раст. ресурсы. 1984а. Т. 20. Вып. 4. С. 572—577.

Тюрина Е. В. Направление морфологической эволюции семян видов сем. зонтичных // Матер. 1-й Всесоюз. конф. по пробл. эволюции. М., 1984б. С. 141—143.

Тюрина Е. В., Гуськова И. Н., Валуцкая А. Г. Зонтичные Южной Сибири как материал для интродукции. Новосибирск, 1976. 252 с.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 217 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 183 с.

Шик М. М. Сезонное развитие травяного покрова дубравы. М., 1953. Т. 23. Вып. 2. С. 159—205.

Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири. Томск, 1962. 440 с.

Экология сообществ черневых лесов Салаира. Новосибирск, 1991. 72 с.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 16 XI 1998

SUMMARY

Biology of seven perennial herbs — *Pleurospermum uralense, Angelica sylvestris, Heracleum dissectum, Anthriscus sylvestris, Conioselinum tataricum, Bupleurum longifolium* subsp. *aureum* and *Aegopodium podagraria* (*Apiaceae*), typical and abundant in herb layer along Salair Subnemoral forests (south of Western Siberia) was studied. The ontogeny type and duration, peculiarities of shoot-developing, seedage and vegetal reproduction are described for each species. Biological and ontogenic characteristics which should be taken into account under describing the species «life—strategy» (from the T. A. Rabotnov viewpoint) are determined.

УДК 582.988:581.163 + 575.224.234.2 + 581.16.03

© А. С. Кашин, С. В. Залесная, В. В. Титовец

ПОТЕНЦИАЛ ФОРМООБРАЗОВАНИЯ АГАМНОГО КОМПЛЕКСА *PILOSELLA*. 3. ГЕНОМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ И ПОТОМСТВЕ ОТДЕЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

A. S. KASHIN, S. V. ZALESNAYA, V. V. TITOVETS. SPECIATION POTENTIAL OF THE *PILOSELLA* AGAMIC COMPLEX. 3. GENOMIC VARIABILITY IN POPULATIONS AND IN SEPARATE PLANT PROGENIES

Приведены результаты исследований геномной изменчивости в популяциях и потомстве отдельных растений полового и апомиктичных видов и гибридов фрагмента агамного комплекса *Pilosella* из Саратовской обл. Выявлено наличие в популяциях отдельных видов и в потомстве отдельных растений особей разных уровней плоидности (2*x*—6*x*). Это связано с реверсией растений на более низкие уровни плоидности за счет партеногенетического развития зародышей из спорических зародышевых мешков, происшедшей у половых и факультативно апомиктичных видов под воздействием условий внешней среды и с проявлением геномной нестабильности у гибридных форм. У последних обнаружено большое количество миксоплоидов (1*x*—5*x*). Существенное варьирование геномной изменчивости в одних и тех же апомиктичных популяциях по годам характеризует гаметофитный апомиксис как нестабильную систему размножения. Показано, что в агамном комплексе даже у условно половых форм с довольно высокой частотой (в отдельные годы до 100 %) встречается апомиксис в нерегулярной форме.
Ключевые слова: *Pilosella*, агамный комплекс, геномная изменчивость.

Сравнительный анализ возможной роли апомиксиса и амфимиксиса в сальтационном формообразовании у покрытосеменных был дан ранее (Кашин, 1998, 1999а). В данном цикле статей рассматривается структура фрагмента агамокомплекса *Pilosella* заказника «Алексеевские дачи» (Саратовская обл.) как пример формообразовательного «котла». В первой статье дана ботанико-географическая характеристика и репродуктивная биология базовых видов, на основе которых формируется агамокомплекс (Кашин и др., 1999а). Во-второй статье приведены сведения по естественной межвидовой гибридизации и репродуктивной биологии межвидовых гибридов (Кашин и др., 2000). В данной статье приводятся результаты исследований геномной изменчивости в популяциях и потомстве отдельных растений некоторых видов и гибридов фрагмента агамного комплекса.

Материал и методика

Фрагмент агамокомплекса *Pilosella* в заказнике «Алексеевские дачи» представлен популяциями 4 видов растений (*P. officinarum*, *P. vaillantii*, *P. echioides*, *P. praealta*) на заливном лугу и его окрестностях, а также популяциями *P. officinarum* и *P. echioides* в остепненном сосновом бору, находящемся на расстоянии 3 км северо-западнее заливного луга. Подробная характеристика указанных ценозов и распределения видов *Pilosella* в них дана ранее (Кашин и др., 1999). Межсекционные гибриды, встречающиеся в вышеуказанных ценозах, также подробно описаны ранее (Кашин и др., 2000). Видовые названия и объем рода даны по Р. Н. Шлякову (1989). Определение видовой принадлежности по гербарным образцам осуществлено сотрудником Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН А. Н. Сенниковым. Гербарные образцы хранятся на кафедре генетики Саратовского государственного университета им. Н. Г. Чернышевского (СГУ).

Подсчет хромосом осуществляли в клетках корневых меристем на «давленых» препаратах под микроскопом «Bioval» (Германия) при увеличении $10 \times 1.1 \times 100$. В среднем по каждому растению подсчитаны хромосомы на 4—5 метафазных пластинках. Материал фиксировали в ацетоалкоголе, окрашивали 4 %-ным ацетогематоксилином с предварительной обработкой 8-оксихинолином или бромнафталином (Абрамова, 1988). Приводятся результаты исследований геномной изменчивости в популяциях и потомстве отдельных растений некоторых видов и гибридов по 1—3 годам наблюдения (1996—1998 гг.).

Результаты и их обсуждение

Апомиктичные растения популяции *P. officinarum* 22а, обитающей на заливном лугу, по результатам 3 лет наблюдений в подавляющем большинстве случаев имели уровень плоидности $5x = 45$ (табл. 1, рис. 1). В 1997 г. при изучении растений с изолированными соцветиями в потомстве 8 растений проанализировано 109 особей. Лишь в 13.8 % случаев имели место тетраплоиды, а в 1.8 % случаев — триплоиды (рис. 2). Стабильный уровень плоидности обнаружен в потомстве 2 растений, особи 2 уровней плоидности встречались в потомстве 4 растений, 3 уровней — в потомстве 2 растений.

В 1996 и 1998 гг. при свободном цветении в потомстве отсутствовали триплоиды (только у одного из миксоплоидов при основном $5x$ уровне плоидности некоторые клетки содержали $3x$ число хромосом). В 1998 г. было только одно растение $4x$ плоидности, но часть растений были гексаплоидами (рис. 3). Учитывая, что в 1997 г. анализировалось потомство, полученное в условиях изоляции, т. е. при невозможности оплодотворения, факт наличия в потомстве отдельных растений особей двух или трех уровней плоидности можно интерпретировать следующим образом. В пределах одного соцветия наряду с партеногенетическим развитием зародышей ($5x$) из апоспорических зародышевых мешков семена с зародышами $4x$ и $3x$ уровней плоидности могли возникать только в случае партеногенетического развития их из спорических зародышевых мешков. Последние могли сформироваться в результате неправильного течения мейоза (несимметричного расхождения хромосом) в силу хромосомной несбалансированности генома родительского растения ($5x = 45$). Таким образом, у части семяпочек конкурентные отношения между апоспорическими и спорическими образованиями должны были разрешиться в пользу последних. Частота этого явления существенно варьировала по годам (от 2.3 % в 1998 г. до 15—20 % в остальные годы) (рис. 3). Интересно присутствие в потомстве отдельных растений при свободном цветении особей $6x$ уровня плоидности, особенно часто встречающихся у растений репродукции 1998 г. (до 18.2 %). Эти особи являются либо продуктами полноценного полового воспроизводства, либо развились из оплодотворенных апоспорических зародышевых мешков.

Еще более парадоксальные данные получены при исследовании геномной изменчивости во 2-й популяции *P. officinarum* 33а, обитающей в остепненном сосновом бору. В 1997 г. при свободном цветении в подавляющем большинстве случаев растения имели уровень плоидности $2x = 18$ (табл. 2, рис. 1). В потомстве растений проанализировано 127 особей. Лишь в 11.8 % случаев имели место триплоиды, а в 1.6 % случаев — тетраплоиды. Пентаплоиды не обнаружены. Стабильного уровня плоидности не наблюдали в потомстве ни у одного растения. Растения двух уровней плоидности встречались в потомстве 3 растений, трех уровней плоидности — в потомстве 2 растений. Если в пределах популяции 22а этого вида более 80 % особей были пентаплоидами и лишь примерно в 15 % случаев имела место реверсия на более низкий уровень плоидности, но не ниже $3x$ уровня, то в популяции 33а в 1997 г. все проанализированные растения имели редуцированный набор хромосом. При этом почти в 90 % случаев реверсия плоидности произошла до $2x$ уровня. Таким образом, в 1997 г. в семяпочках родительских растений в подавляющем большинстве случаев партеногенетически развивались $2x$-зародыши из спорических зародышевых мешков.

ТАБЛИЦА 1

Геномная изменчивость в потомстве отдельных растений *Pilosella officinarum* популяции 22а

№ растения	Проанализировано потомков									
	растений, шт.	клеток, шт.	в том числе растений плоидности							
			3x		4x		5x		6x	
			А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
1996 г. (свободное цветение)										
5	1	4	—	—	—	—	1	100.0	—	—
6	1	1	—	—	1	100.0	—	—	—	—
7	2	6	—	—	—	—	1	50.0	1	50.0
10	5*	11	—	—	1	20.0	2	40.0	—	—
13	13*	65	—	—	—	—	11	84.6	1	7.7
14	4	17	—	—	1	25.0	3	75.0	—	—
19	4	2	—	—	1	25.0	3	75.0	—	—
20	7*	23	—	—	—	—	5	71.4	1	14.3
22	14*	29	—	—	6	42.9	6	42.9	—	—
35	1	2	—	—	—	—	1	100.0	—	—
Итого	52*	160			10	19.3	33	63.5	3	5.8
1997 г. (изолированный материал)										
6	6	19	—	—	1	16.7	5	83.3	—	—
10	5	8	—	—	—	—	5	100.0	—	—
16	11	39	—	—	2	18.2	9	81.8	—	—
20	4	10	—	—	1	25.0	3	75.0	—	—
21	23	91	—	—	4	17.4	19	82.6	—	—
23	18	74	1	5.6	1	5.6	16	88.8	—	—
24	21	60	1	4.8	6	28.6	14	66.6	—	—
49	21	89	—	—	—	—	21	100.0	—	—
Итого	109	390	2	1.8	15	13.8	92	84.4		
1998 г. (свободное цветение)										
22	27*	102	—	—	1	3.7	20	74.1	3	11.1
47	3*	14	—	—	—	—	—	—	2	66.7
51	2	8	—	—	—	—	1	50.0	1	50.0
53	1*	3	—	—	—	—	—	—	—	—
63	3*	14	—	—	—	—	1	33.3	—	—
66	2	7	—	—	—	—	1	50.0	1	50.0
75	6	26	—	—	—	—	5	83.3	1	16.7
Итого	44*	174			1	2.3	28	63.6	8	18.2

Примечание к табл. 1—7. А — число экземпляров, Б — доля от исследованного числа растений, %. Прочерк означает отсутствие растений данной плоидности. В табл. 1, 2, 4: * — часть растений — миксоплоиды.

В то же время зародыши 4*x* и 3*x* уровней плоидности могли возникнуть либо в случае оплодотворения яйцеклеток 2*x*-плоидности, либо в результате партеногенетического развития зародышей на базе эуспорических зародышевых мешков 3*x* и 4*x* уровней плоидности. Примечательно, что в 1996 г. даже в условиях изоляции соцветий потомство растений популяции 33а было преимущественно гексаплоидным. Обнаружено лишь по одному растению 3*x* и 2*x* плоидности (рис. 3). Это указывает на то,

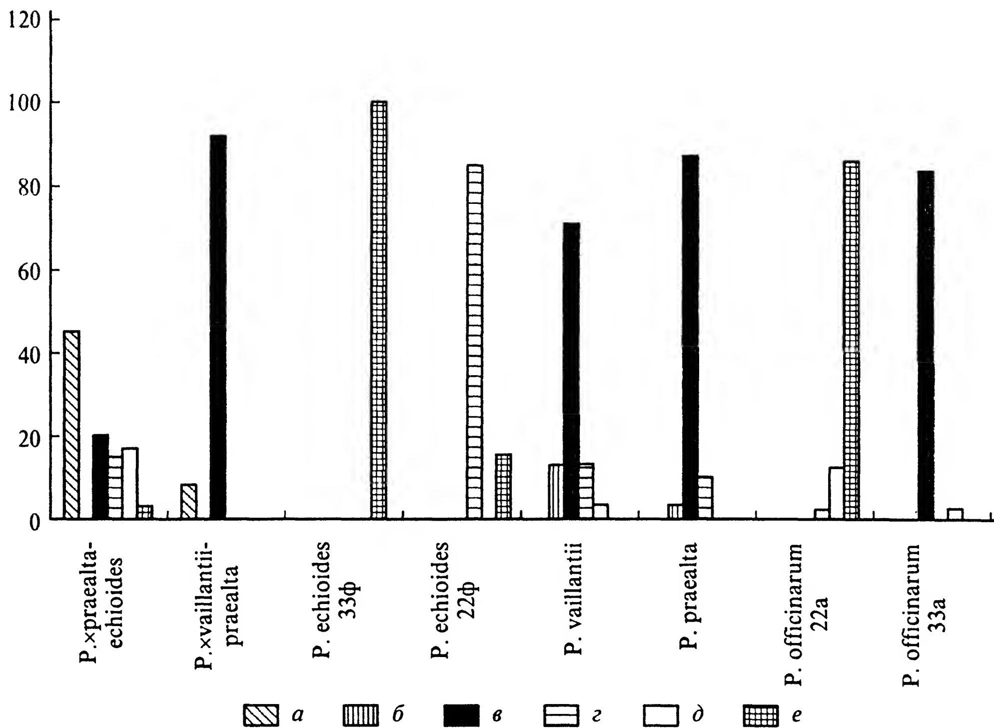


Рис. 1. Диаграммы распределения растений разного уровня плоидности в популяциях исследованных видов и гибридов *Pilosella* в 1997 г.

а — миксоплоиды, *б* — плоидность 6*x*, *в* — 5*x*, *г* — 4*x*, *д* — 3*x*, *е* — 2*x*. По оси ординат — частота апомиксиса, %.

сколь динамичной оказывается выраженность апоспории в различные годы у растений одних и тех же популяций.

Таким образом, популяции *P. officinarum*, отстоящие всего на 3 км друг от друг и занимающие контрастные по условиям обитания ареалы, были контрастны по характеру геномной изменчивости: популяция из остепненного соснового бора (33а) продуцировала растения преимущественно низких уровней плоидности (в основном 2*x*), а популяция с заливного луга — высоких (в основном 5*x*). Вероятно, речь идет о разной степени реверсии на более низкие уровни плоидности за счет подавления апоспорического формирования зародышевых мешков. При этом на заливном лугу реверсия имела место в гораздо более редких случаях. Возможно, это связано с тем, что в остепненном сосновом бору условия обитания, особенно в отдельные годы, гораздо более экстремальны, чем на заливном лугу (Кашин и др., 1999).

Популяция *P. praealta* также характеризовалась определенной геномной изменчивостью (табл. 3, рис. 1). Как и у 22а, основной уровень плоидности у растений данной популяции 5*x* = 45. В 1997 г. он имел место у 86.7 % растений. У 10.0 % растений плоидность была на уровне 4*x* = 36, у 3.3 % — 6*x* = 54. В проанализированном потомстве пяти родительских растений у 3 наблюдали стабильный уровень плоидности, в то время как потомство еще 2 растений характеризовалось нестабильностью уровня плоидности. Потомство одного из них было 4*x* и 5*x* уровней плоидности, другого — 5*x* и 6*x* уровней плоидности. При этом у растений данного вида анализировалось апомиктичное потомство.

Более сложная картина геномной изменчивости имела место в популяции и потомстве отдельных растений *P. vaillantii* (табл. 4; рис. 1, 3). Апомиктичные растения данной популяции, так же как и предыдущих, в 1997 г. в большинстве случаев имели уровень плоидности 5*x* = 45 (в 70.5 %). При анализе потомства 9 особей в

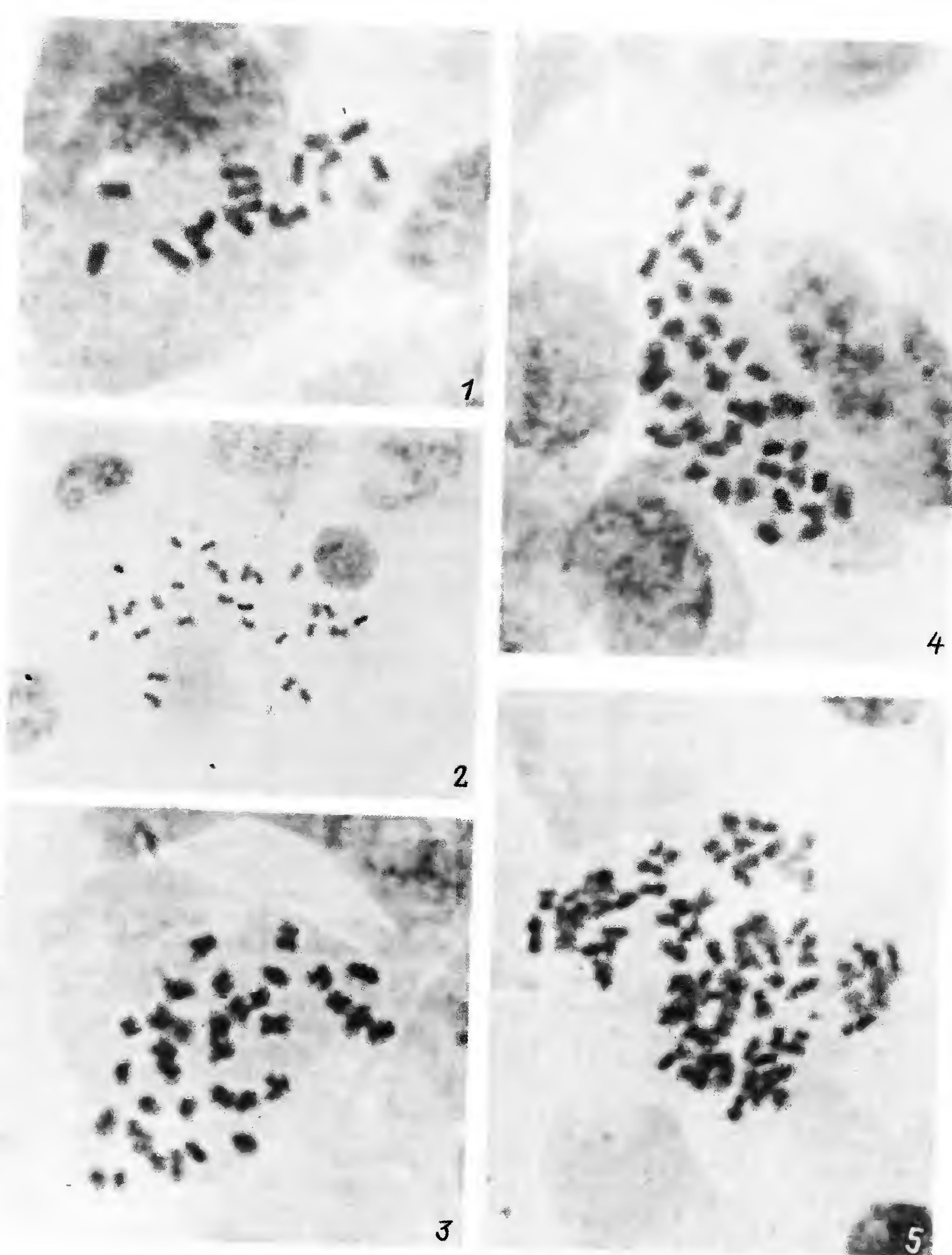
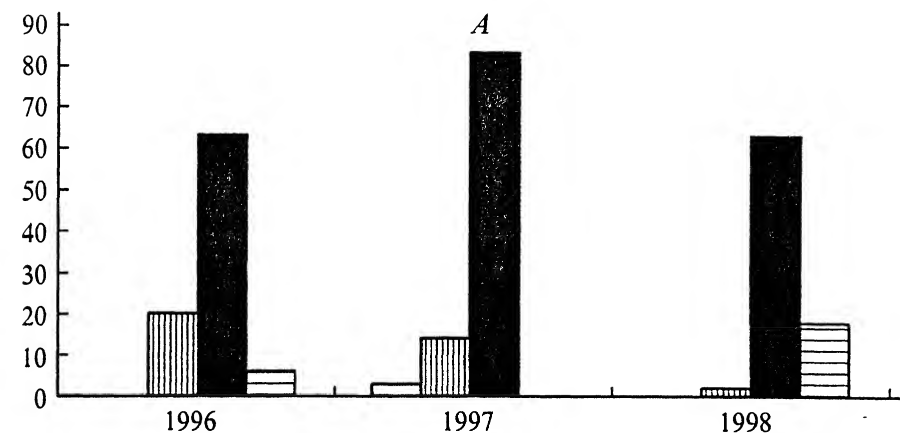
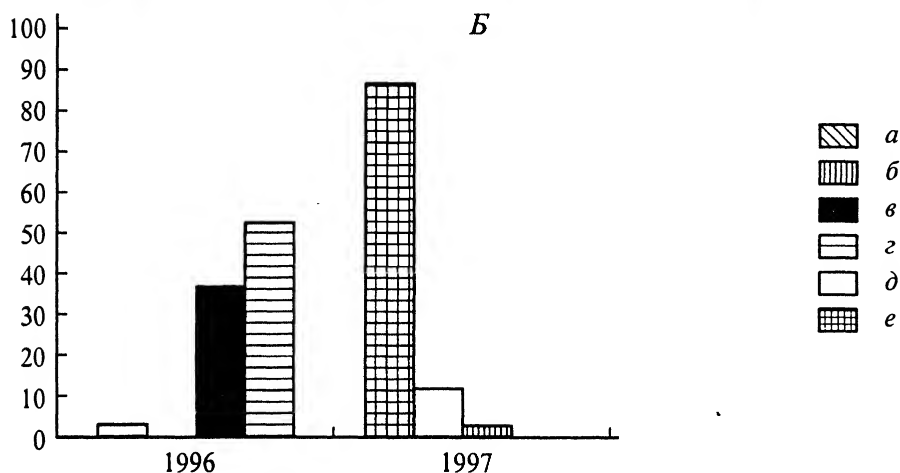


Рис. 2. Клетки корневых меристем *Pilosella* на стадии метафазы митоза.

1 — диплоидная, *2* — триплоидная, *3* — тетраплоидная, *4* — пентаплоидная, *5* — октаплоидная клетки.





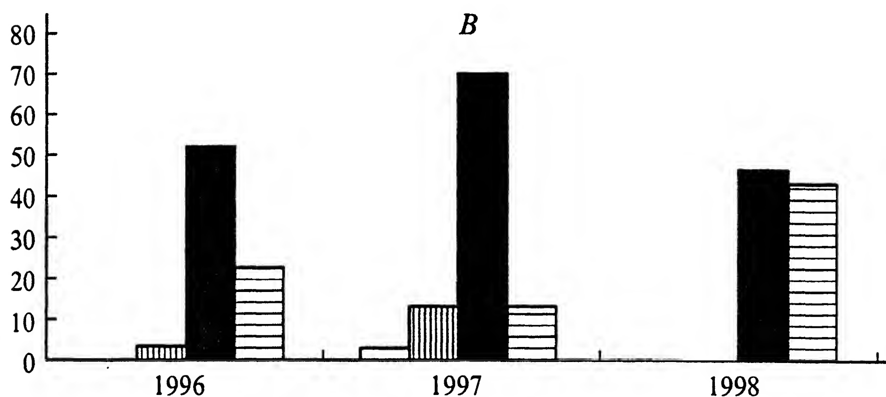


Рис. 3. Динамика геномной изменчивости в популяциях *Pilosella* по годам.

А — *P. officinarum* 22а, *Б* — *P. officinarum* 33а, *В* — *P. vaillantii*. *б*—*е* — уровни плоидности (см. рис. 1). По осям ординат — частота апомиксиса, %; по осям абсцисс — годы.

ТАБЛИЦА 2

Геномная изменчивость в потомстве отдельных растений *Pilosella officinarum* популяции 33а

№ растения	Проанализировано потомков											
	растений, шт.	клеток, шт.	в том числе растений плоидности									
			2*x*		3*x*		4*x*		5*x*		6*x*	
			А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
				1996 г. (изолированный материал)								
1	4	13	—	—	—	—	—	—	1	25.0	3	75.0
16	4	11	—	—	—	—	—	—	1	25.0	3	75.0
17	16*	53	—	—	1	6.3	—	—	6	37.5	8	50.0
18	1	1	—	—	—	—	—	—	1	100.0	—	—
20	7	19	—	—	—	—	—	—	—	—	7	100.0
26	3	5	—	—	—	—	—	—	1	33.3	2	66.7
27	11*	60	—	—	—	—	—	—	5	45.5	4	36.4
Итого	41*	162			1	2.4			15	36.6	22	53.7
				1997 г. (свободное цветение)								
1	22	163	20	91.0	1	4.5	1	4.5	—	—	—	—
2	21	103	18	85.7	3	14.3	—	—	—	—	—	—
3	22	102	18	81.8	3	13.6	1	4.6	—	—	—	—
4	24	120	20	83.3	4	16.7	—	—	—	—	—	—
5	38	180	34	89.5	4	10.5	—	—	—	—	—	—
Итого	127	668	110	86.6	15	11.8	2	1.6				

13.1 % случаев обнаружены тетраплоиды, в 3.3 % случаев — триплоиды, в 13.1 % — гексаплоиды. В общей сложности в данной популяции обнаружены растения четырех уровней плоидности, и она характеризуется как одна из наиболее изменчивых по числу хромосом популяция. Растения одного уровня плоидности обнаружены в потомстве 4 особей, двух уровней плоидности — в потомстве 2 особей, трех уровней плоидности — в потомстве 3 особей. Более высокая геномная изменчивость растений данной популяции может быть объяснена тем, что мы с достаточной условностью отнесли их к *P. vaillantii*. Строго говоря, в исследуемом ценозе не обнаружены

ТАБЛИЦА 3

Геномная изменчивость в апомиктичном потомстве отдельных растений *Pilosella praealta* в 1997 г.

№ растений	Проанализировано потомков											
	растений, шт.	клеток, шт.	в том числе растений плоидности									
			2*x*		3*x*		4*x*		5*x*		6*x*	
			А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
12	3	4	—	—	—	—	—	—	3	100.0	—	—
18	2	8	—	—	—	—	—	—	2	100.0	—	—
32	4	10	—	—	—	—	—	—	4	100.0	—	—
59	9	53	—	—	—	—	3	33.3	6	66.7	—	—
60	12	17	—	—	—	—	—	—	11	91.7	1	8.3
Итого	30	92					3	10.0	26	86.7	1	3.3

ТАБЛИЦА 4

Геномная изменчивость в апомиктичном потомстве отдельных растений *Pilosella vaillantii*

№ растения	Проанализировано потомков									
	растений, шт.	клеток, шт.	в том числе растений плоидности							
			3*x*		4*x*		5*x*		6*x*	
			А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
1996 г.										
5	2**	20	—	—	—	—	—	—	8	88.9
7	1	5	—	—	—	—	1	100.0	—	—
10	1*	9	—	—	—	—	—	—	—	—
12	1*	3	—	—	—	—	—	—	—	—
16	3*	15	—	—	—	—	2	66.7	—	—
21	14	66	—	—	1	7.1	12	85.8	1	7.1
22	2	4	—	—	—	—	1	50.0	1	50.0
24	1*	5	—	—	—	—	—	—	—	—
27	3*	24	—	—	—	—	2	66.7	—	—
30	30*	94	—	—	1	3.3	16	53.3	5	16.7
Итого	52	245			2	3.1	34	52.3	15	23.1
1997 г.										
3	1	3	—	—	—	—	1	100.0	—	—
5	1	4	1	100.0	—	—	—	—	—	—
14	7	14	1	14.3	—	—	6	85.7	—	—
18	13	50	—	—	3	23.1	8	61.5	2	15.4
19	17	51	—	—	2	11.8	12	70.6	3	17.6
33	12	41	—	—	2	16.7	10	83.3	—	—
46	2	7	—	—	—	—	—	—	2	100.0
47	2	8	—	—	—	—	2	100.0	—	—
56	6	17	—	—	1	16.7	4	66.6	1	16.7
Итого	61	195	2	3.3	8	13.1	43	70.5	8	13.1
1998 г.										
23	7	20	—	—	—	—	4	57.1	3	42.9
58	11**	44	—	—	—	—	1	9.1	9	81.8
59	13	40	—	—	—	—	7	53.8	6	46.2
67	5	24	—	—	—	—	5	100.0	—	—
89	9*	37	—	—	—	—	4	44.4	2	22.2
Итого	45*	165					21	46.7	20	44.4

Примечание. ** — одно растение имело плоидность $7x = 63$.

типичные растения этого вида, а только гибриды с одним из видов секции *Pratensina*, скорее всего с *P. onegensis* Norrl., по сумме признаков приближающиеся к *P. vaillantii* (Кашин и др., 1999). Эту популяцию следует отнести к гибридной форме *P.* × *vaillantii* > *onegensis*. С гибридной природой растений, вероятно, как раз и связан наблюдающийся высокий уровень геномной изменчивости. Этим же может быть объяснено и присутствие в данной популяции растений более высокой плоидности, а именно $6x = 54$. Этот уровень плоидности мог быть привнесен тем родительским видом, морфологические признаки которого слабо представлены в популяции, т. е. *P. onegensis*, либо его определяет сама гибридная природа растений популяции. Кстати сказать, и обнаружение в популяции *P. praealta* одного растения 6*x* уровня

ТАБЛИЦА 5

Геномная изменчивость в потомстве отдельных растений *P. echioides* при свободном цветении в 1997 г.

№ популяций	№ растения	Проанализировано потомков					
		растений, шт.	клеток, шт.	в том числе растений плоидности			
				2x		4x	
				А	Б	А	Б
22ф	4	6	18	—	—	6	100.0
	26	7	20	2	28.6	5	71.4
Итого		13	38	2	15.4	11	84.6
33ф	33	3	9	3	100.0	—	—
	51	3	11	3	100.0	—	—
Итого		6	20	6	100.0	—	—

плоидности может быть объяснено тем, что *P. praealta* легко скрещивается с *P.* × *vaillantii* > *onegensis* (причем с образованием гибридных растений с неустойчивым морфотипом) (Кашин и др., 1999б), и мы могли за типичную *P. praealta* принять гибрид *P.* × *praealta-vaillantii-onegensis*, по совокупности морфологических признаков близкий к *P. praealta*.

Обращает на себя внимание то, что в другие годы наблюдений, как и в потомстве популяции *P. officinarum* 33а, в популяции *P. vaillantii* отсутствуют особи 3*x* уровня плоидности и почти нет особей 4*x* уровня плоидности. Это говорит о том, что проявление апоспории в отдельные годы (в данном случае в 1997 г.) сильно подавлено, в то время как в другие годы превалируют растения более высоких уровней плоидности (до 6*x* и даже 7*x*) (рис. 3).

Интересная картина геномной изменчивости обнаружена и при исследовании растений полового вида *P. echioides* (табл. 5, рис. 1). В популяции заливного луга (22ф) в 1997 г. при всей фрагментарности исследования (изучено 13 потомков 2 растений) наряду с типичными тетраплоидными в условиях свободного цветения обнаружены 2 диплоидных растения. В популяции остепненного соснового бора (33ф) все 6 исследованных потомков растений оказались диплоидными. Скорее всего, это — дигаплоиды, возникшие вследствие реверсии на этот уровень плоидности при партеногенетическом развитии зародышей. Ранее при цитоэмбриологическом изучении растений данного вида нами было обнаружено партеногенетическое развитие зародышей (преждевременная эмбриония) в 0.9 ± 0.4 % случаев (Кашин, Чернышова, 1997; Кашин и др., 1999а). Таким образом, полученные данные являются дополнительным свидетельством в пользу сделанного нами ранее вывода о том, что и считающиеся облигатно половыми виды агамокомплекса характеризуются определенной нестабильностью способов семенного размножения (Кашин, 1998).

При изучении небольшой выборки растений гибридной комбинации *P.* × *vaillantii-praealta*, состоящей из 13 потомков 3 растений, выявлено, что большинство из них — пентаплоиды. Лишь 1 растение было миксоплоидно (табл. 6, рис. 1). В метафазных пластинках клеток 1 корня насчитывалось в одних клетках $2x = 18$, в других — $4x = 36$, в третьих — $5x = 45$ хромосом.

Высокий уровень геномной изменчивости наблюдали в локальной популяции и в потомстве отдельных растений гибридной формы *P.* × *echioides-praealta* (табл. 7, рис. 1). Ни у одного из 13 растений апомиктичное потомство не характеризовалось стабильным уровнем плоидности. Почти половина особей были миксоплоидами. При этом разброс плоидности в клетках одного растения мог составлять от 1*x* до 3*x*—4*x*, но чаще охватывал 3*x*—5*x* уровни плоидности. У растений со стабильным уровнем плоидности он находился в пределах 2*x*—5*x*. Это подтверждает предположение о том,

ТАБЛИЦА 6

Геномная изменчивость в апомиктичном потомстве отдельных растений гибрида *P.* × *vaillantii-praealta* в 1997 г.

№ растения	Проанализировано потомков					
	растений, шт.	клеток, шт.	в том числе растений плоидности			
			5x		миксоплоиды	
			А	Б	А	Б
14	7	19	7	100.0	—	—
15	4	7	3	75.0	1	25.0
20	2	3	2	100.0	—	—
Итого	13	29	12	92.3	1	7.7

что микропопуляция данной гибридной формы возникла недавно. Именно по этой причине, вероятно, она и характеризуется предельно высокой геномной нестабильностью.

Результаты популяционно-генетических исследований различных видов *Pilosella* свидетельствуют в пользу того, что популяции как факультативно апомиктичных, так и полового видов характеризуются существенной геномной изменчивостью. Одной из наиболее вероятных причин присутствия в популяциях и даже в потомстве отдельных особей наряду с растениями основного уровня плоидности растений более низких уровней плоидности является партеногенетическое развитие зародышей из спорических зародышевых мешков. При этом в мегаспорогенезе из-за хромосомной несбалан-

ТАБЛИЦА 7

Геномная изменчивость в апомиктичном потомстве отдельных растений гибрида *P.* × *echioides-praealta* в 1997 г.

№ растения	Проанализировано потомков											
	растений, шт.	клеток, шт.	в том числе растений плоидности									
			2x		3x		4x		5x		миксоплоиды	
			А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
1	4	5	—	—	—	—	1	25.0	3	75.0	—	—
2	14	28	—	—	5	35.7	1	7.1	5	35.8	3	21.4
3	11	30	—	—	—	—	—	—	5	45.5	6	54.5
5	10	30	—	—	3	30.0	1	10.0	—	—	6	60.0
6	5	10	—	—	—	—	1	20.0	3	60.0	1	20.0
8	6	19	—	—	1	16.7	2	33.3	2	33.3	1	16.7
10	1	3	—	—	—	—	—	—	—	—	1	100.0
13	9	42	—	—	1	11.1	1	11.1	1	11.1	6	66.7
15	4	12	—	—	—	—	—	—	—	—	4	100.0
16	9	24	—	—	1	11.2	4	44.4	—	—	4	44.4
20	7	37	—	—	—	—	2	28.6	—	—	5	71.4
23	4	7	3	75.0	1	25.0	—	—	—	—	—	—
25	9	24	—	—	4	44.4	—	—	—	—	5	55.6
28	2	13	—	—	—	—	—	—	—	—	2	100.0
30	3	10	—	—	1	33.3	2	66.7	—	—	—	—
Итого	98	294	3	3.1	17	17.3	15	15.3	19	19.4	44	44.9

сированности геномов пентаплоидных форм реверсия на более низкие уровни плоидности происходит с уменьшением числа хромосом не вдвое, а чаще всего на 1—2*x*. Вероятно, в мегаспоры, на основе которых формировались эти эуспорические зародышевые мешки, отходили все хромосомы, не имеющие гомологов и не конъюгировавшие с образованием бивалентов, и по половине хромосом, имеющих гомологи. В зависимости от того, сколько хромосом (2*x* или 4*x*) образовывали биваленты, и формировались мегаспоры 3*x* или 4*x* уровней плоидности. Подобного рода мейоз для растений ранее описывался у некоторых облигатно половых видов *Rosa canina* под названием перманентной нечетной полиплоидии (Tackholm, 1922; Darlington, 1937; Грант, 1984).

По-другому вели себя лишь половая форма *P. echioides* и популяции 33а факультативно апомиктичной формы *P. officinarum*. При этом у половой формы в силу хромосомной сбалансированности генома реверсия на дигаплоидный уровень происходила с образованием строгих дигаплоидов ($2x = 18$). Это является аргументом в пользу того, что геномная изменчивость в популяциях действительно связана прежде всего с реверсией на дигаплоидный уровень. Образование в потомстве растений факультативно апомиктичной популяции 33а *P. officinarum* преимущественно строгих дигаплоидов требует дополнительных объяснений в смысле механизма их возникновения.

Для *P. officinarum* существование популяций разных уровней плоидности (от 2*x* до 10*x*) ранее было описано (Gadella, 1984, 1987, 1988, 1992; Pogan, Wcislo, 1995). В пределах одного вида растения одних популяций размножались половым путем, других — апомиктично; на уровнях плоидности, которые дают хромосомную сбалансированность геномов, реализовалось половое воспроизводство, а при нечетной плоидности — апомиктичное. Во всех случаях, хотя популяции и различались по уровню плоидности, в пределах самих отдельных популяций были обнаружены растения одного уровня плоидности. Характерной особенностью геномной изменчивости, выявленной в наших исследованиях у различных видов и гибридов *Pilosella*, включая *P. officinarum*, является то, что она имеется не только на межпопуляционном уровне, но и на внутрипопуляционном. Более того, геномная изменчивость высока даже в потомстве отдельных особей.

Внутрипопуляционную геномную изменчивость, связанную с реверсией на дигаплоидный уровень, ранее отмечали в некоторых апомиктичных родах цветковых растений. У ряда видов *Dichanthium* (De Wet, 1968) и у *Panicum maximum* (*Poaceae*) (Savidan, 1982) были описаны циклические переходы половых форм с диплоидного на тетраплоидный с последующим возвратом на дигаплоидный уровень. Половые тетраплоиды, скрещиваясь с апомиктичными тетраплоидами, обеспечивали, как полагают, поток генов от апомиктичных форм к половым. При этом растения всех уровней плоидности воспроизводились половым путем и имели хромосомно сбалансированные геномы. В нашем случае растения всех уровней плоидности в большинстве своем имели хромосомно несбалансированные геномы и воспроизводились апомиктично.

В агамокомплексе *Potentilla argentea* диплоиды являются факультативными апомиктами, в то время как их автотетраплоиды размножаются облигатно амфимиктично (Asker, 1970a, b, 1971, 1977). Бэккроссы с диплоидами дают преимущественно половые автотетраплоиды и факультативно апомиктичные диплоиды. Диплоиды, вероятно, являются гибридными формами и воспроизводятся преимущественно агамоспермно, но постоянно продуцируют нередуцированные гаметы, при слиянии которых образуются половые автотетраплоиды.

В агамном комплексе *Taraxacum* (*Asteraceae*) ранее в пределах отдельных видов секции *Ruderalia* выявлены циклы с чередованием половых диплоидных и агамоспермных триплоидных поколений (Richards, 1970; Nijs den, Sterk, 1984; Morita et al., 1990; Morita, 1994). При этом предполагают, что диплоидные одуванчики в смешанных популяциях имеют вторичное происхождение. Они являются продуктом ресексуализации, т. е. эти половые диплоиды происходят от апомиктичных триплоидов. Счита-

ется, что динамическое равновесие уровней плоидности и способов семенного размножения в диплоидно-триплоидных популяциях *Taraxacum* секции *Ruderalia* порождает 6 способов размножения: 1) аутбридинг у диплоидов, 2) агамоспермия у триплоидов, 3) образование диплоидов за счет оплодотворения гаплоидной яйцеклетки факультативных агамоспермных триплоидов диплоидными пыльцевыми донорами, 4) половое образование диплоидов, 5) — триплоидов, 6) — тетраплоидов (Morita, 1994). Таким образом, цикл оказывается незамкнутым, и популяции имеют тенденцию к дальнейшему повышению уровня плоидности (по крайней мере до $4x$).

В агамокомплексах *Poa pratensis* и *P. palustris* половые формы — низких уровней плоидности, а формы более высокой плоидности — апомикты (Gustafsson, 1946). То же самое имеет место у *Bouteloua curtipendula* с основным числом хромосом $x = 10$, вероятно, являющимся результатом амфиплоидии. При этом формы с 2n = 20—52 — половые, формы с 2n = 52—103 — агамоспермные (Freter, Brown, 1955). А в роде *Calamagrostis* (*C. purpurea*, *C. canadensis* и др.) самый низкий уровень плоидности тетраплоидный $2n = 4x = 28$. При этом на всех уровнях четной плоидности ($4x$—$12x$) встречаются и половые, и агамоспермные формы, а анеуплоиды и формы нечетной плоидности в подавляющем числе агамоспермны (Nygren, 1951). Широко встречаются гибридные формы, воспроизводящиеся почти исключительно агамоспермно, а не сексуально (Nygren, 1962).

Полученные нами данные по внутрипопуляционной геномной изменчивости согласуются с недавно опубликованными результатами исследований нескольких агамоспермных видов. Так, показано, что у *Tripsacum dactyloides* смешанные колонии содержат набор цитотипов $2x$—$6x$ и включают в себя не только все кратные основному числу хромосом уровни плоидности, но и различные анеуплоиды. Диплоидные растения — половые, растения остальных уровней плоидности — факультативные апомикты. Они возникли и существуют в условиях полиплоидизации и гибридизации цитотипов разных уровней плоидности с образованием различного типа гибридов (B_{II}, B_{III} и т. п.)[1] со слиянием редуцированных, нередуцированных и нестабильных по уровню плоидности гамет в различных комбинациях (Kindiger, Dewald, 1977). В 16 % исследованных популяций были обнаружены растения нескольких уровней плоидности (Berthaud et al., 1995). На примере *Taraxacum hondoense* даже при весьма фрагментарном исследовании показано, что в отдельных популяциях (в силу факультативности апомиксиса у таких форм, очевидно, имеют место именно популяции, а не клоны) зачастую одновременно присутствуют $3x$- и $4x$-, а в некоторых — $4x$- и $5x$-растения (Akther et al., 1993; Morita, 1994). У *Ranunculus marsicum* большинство исследованных популяций оказались тетраплоидными и преимущественно амфимиктичными. Однако часть популяций в разных пропорциях была представлена факультативно апоспоровыми растениями $5x$—$7x$ уровней плоидности (Masci et al., 1995).

Вероятно, картина, обнаруженная в популяциях *Taraxacum hondoense*, *Ranunculus marsicum* или *Tripsacum dactyloides*, не является исключением (Кашин, 1999б), и при более обстоятельном цитогенетическом исследовании в популяциях всех агамоспермных видов будут обнаруживаться растения разных уровней плоидности. Наше исследование полностью подтверждает эту точку зрения. Вышеизложенное указывает на то, что особенно сложная геномная структура возникает в популяциях гибридогенных форм и что геномная изменчивость с высокой частотой обнаруживается даже в потомстве отдельных растений. Более того, даже у *P. echioides* (вида с половым воспроизводством) нами обнаружены растения 2 уровней плоидности (2n = 18, 36). При этом основной уровень у данного вида $2n = 4x = 36$ (Кашин, Чернышова, 1997; Кашин и др., 2000), а диплоиды, вероятно, возникают за счет реверсии к дигаплоидному уровню, т. е. даже у формы, для которой характерно половое размножение,

[1] B_{II}-гибриды — гибриды, возникающие при оплодотворении редуцированной гаметы; B_{III}-гибриды — гибриды, возникающие при оплодотворении нередуцированной гаметы.

нерегулярный апомиксис в виде редуцированного партеногенеза в отдельные годы может обнаруживаться с частотой до 100 %.

У того же *Tripsacum dactyloides* при более тщательном изучении мегагаметофитогенеза обнаружено, что чаще всего у полиплоидных форм имеет место митотическая диплоспория *Antennaria*-типа, но в некоторых случаях встречается диплоспория *Taraxacum*-типа, а в другой части — нормальное течение мейоза (Kindiger, Dewald, 1996; Leblanc et al., 1995).

Все это означает, что выявленные ранее у апомиктов циклы «2*x*-4*x*-2*x*» или «2*x*-3*x*-2*x*» — лишь часть генетических процессов, идущих как у агамоспермных, так и у половых форм агамокомплексов. Одним словом, в случае динамического равновесия апо-амфимиктичных систем размножения, которое с неизбежностью устанавливается у форм при переходе на апомиктичное воспроизводство, имеет место уникальная ситуация, ни с чем не сравнимая по сложности цитогенетической и морфо-физиологической структуры популяций или совокупности популяций. При этом факультативно апомиктичная форма стремится ко все возрастающей сложности их структуры. Эта картина напоминает, вероятно, цепную реакцию, которая, однажды начавшись, разрушительно действует на структуру вида.

Уровни плоидности растений в одних и тех же апомиктичных популяциях варьируют по годам, находясь в существенной зависимости от внешних условий. Само их одновременное присутствие в популяциях и в потомстве отдельных растений оказывается возможным благодаря динамическому равновесию апо-амфимиктичных систем воспроизводства (Кашин, 1998) в различных комбинациях эуспории, апомейоза, партеногенеза и зиготии (Кашин, 1999б). Это связано с тем, что в подавляющем большинстве случаев или всегда апомиксис встречается в природе не в облигатном, а в факультативном выражении (Clausen, 1954; Skalinska, 1971; Gadella, 1972; Asker, 1979; Nogler, 1984; Asker, Jerling, 1992), т. е. процесс «апомиктизации» формы, вероятнее всего, никогда не идет до конца. А это в свою очередь порождает всю сложность сочетаний путей реализации семенного воспроизводства. При этом апомиксис предпочтительно реализуется на базе хромосомно несбалансированных геномов. При восстановлении хромосомной сбалансированности генома форма тяготеет к половому воспроизводству либо реверсирует на дигаплоидный уровень.

Таким образом, проведенный анализ говорит о том, что, хотя геномная изменчивость в той или иной мере давно обнаруживается в агамных комплексах покрытосеменных (Wet, 1968; Richards, 1970; Asker, 1970, 1971, 1977; Savidan, 1982; Nijs den, Sterk, 1984; Akther et al., 1993; Morita, 1994; Berthaud et al., 1995; Masci et al., 1995), истинные представления о масштабах этого явления в популяциях апомиктичных и половых видов до последнего времени не сложились. Причиной этого служит недостаточная изученность явления на популяционном уровне. Действительно, сколько-нибудь обширных исследований в этом отношении не проводилось. Как правило, в той или иной популяции исследовались лишь отдельные растения, а результаты переносились на всю популяцию в целом. Потомство отдельных растений в отношении геномной изменчивости тем более не изучалось. Поэтому полная картина ее остается неясной. Лишь в последние годы появляются публикации, проливающие свет на действительную частоту встречаемости этого явления в популяциях (Kindiger, Dewald, 1997). При этом выявленная у диплоспорового *Tripsacum dactyloides* картина геномной изменчивости близка к той, что обнаружена в наших исследованиях при апоспории.

По результатам проведенных исследований мы не имеем достаточных оснований однозначно судить о причине реверсии на более низкие уровни плоидности, наблюдавшейся в потомстве растений большинства популяций в 1997 г.

В качестве лишь очень предположительной гипотезы напрашивается объяснение этого факта тем, что весна 1997 г. по отношению к среднемноголетним данным характеризовалась низкими температурами и высокой влажностью, что могло сместить конкурентные отношения между эуспорическими и апоспорическими образованиями в семяпочках в пользу преимущественного развития первых. В подтверждение

того, что это действительно могло происходить, говорят данные, полученные в экспериментах по культивированию in vitro незрелых семяпочек *Nicotiana tabacum* L. в условиях различных температурных режимов. Было показано, что археспориальные клетки данного полового вида при культивировании семяпочек в условиях низких и нормальных температур (17—27 °С) претерпевали нормальный мейоз, в то время как при высокой температуре (37 °С) формировали нередуцированные мегаспоры и зародышевые мешки (Лобанова, 1991; Lobanova, Enaleeva, 1995). Таким образом, по крайней мере выбор между эу- и диплоспорией оказывается зависимым от температуры. Кроме того, неоднократно показано, что как раз момент индукции апоспории находится в существеннейшей зависимости от различных факторов внешней среды. Выявлено, что степень проявления апоспории существенно зависит от целого ряда внешних факторов, в частности от температуры и фотопериода (Knox, 1967; Saran, de Wet, 1976; McWilliam et al., 1978; Hussey et al., 1991; Малецкий, Малецкая, 1997), воздействия неорганическими солями (Gounaris et al., 1991), уровня питания (Frost, Soost, 1968; Cox, Ford, 1987) и т. п.

Результаты проведенных исследований мы не рискнули интерпретировать с точки зрения присутствия в популяциях анеуплоидов в силу того, что у изучаемых объектов хромосомы очень мелкие, число их, как правило, велико, а разрешающая способность микроскопа не позволяла с достаточной надежностью считать с точностью до одной хромосомы. Однако у нас сложилось впечатление, что в исследованном материале было значительное число анеуплоидов.

Благодарим сотрудника БИН А. Н. Сенникова за помощь в определении видов и гибридов рода и консультирование по этим вопросам.

Настоящая работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 97-04-49032 и № 00-04-49376) и ГНТП «Фундаментальные исследования высшей школы в области естественных и гуманитарных наук. Университеты России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л. И. Определение числа хромосом и описание их морфологии в меристеме и пыльцевых зернах культурных растений. Л., 1988. 61 с.

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.

Кашин А. С. Половое размножение, агамоспермия и видообразование у цветковых // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59. № 2. С. 171—191.

Кашин А. С. Структура агамокомплексов в связи с проблемой сальтационного видообразования у покрытосеменных // Бот. журн. 1999а. Т. 84. № 1. С. 15—29.

Кашин А. С. Гаметофитный апомиксис и проблема хромосомной нестабильности геномов у покрытосеменных // Генетика. 1999б. Т. 35. № 8. С. 1041—1053.

Кашин А. С., Чернышова М. П. Частота апомиксиса в популяциях некоторых видов *Taraxacum* и *Hieracium* // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 14—24.

Кашин А. С., Чернышова М. П., Сенников А. Н. и др. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella*. 1. Базовые виды // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 4. С. 25—38.

Кашин А. С., Залесная С. В., Титовец В. В., Киреев Е. А. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella*. 2. Естественная межвидовая гибридизация // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 1—13.

Лобанова Л. П. Модификационная изменчивость макрогаметофитогенеза табака, индуцированная температурой: Дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1991. 207 с.

Малецкий С. И., Малецкая Е. И. Самофертильность и агамоспермия у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Генетика. 1997. Т. 32. № 12. С. 1643—1650.

Шляков Р. Н. Ястребиночка — *Pilosella* Hill. // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 300—377.

Akther S., Morita T., Yoshida Y. Clonal diversity in the agamospermous polyploids *Taraxacum hondoense* in Northern Honshu, Japan. // J. Plant Res. 1993. Vol. 106. P. 167—179.

Asker S. Apomixis in the *Potentilla argentea* complex. I—III // Hereditas. 1970a. Bd 66. H. 1. S. 127—143; 1970b. Bd 66. H. 2. S. 189—204; 1971. Bd 67. H. 1. S. 111—142.

Asker S. Pseudogamy, hydridization and evolution in *Potentilla.* // Hereditas. 1977. Bd 87. H. 2. S. 179—184.

Asker S. Progress in apomixis research // Hereditas. 1979. Bd 66. H. 2. S. 231—240.

Asker S. E., Jerling L. Apomixis in plants. Boca Raton, 1992. 298 p.

Berthaud J., Barre M., Savidan Y. The diversity of agamic species *Tripsacum* in Mexico // Harnessing apomixis: a new frontier in plant science: Abstr. of 1st Intern. conf. (Texas, USA, 24—27 Sept., 1995). Texas, 1995. P. 25.

Clausen J. Partial apomixis as an equilibrium system in evolution // Caryologia. 1954. Vol. 6. N 1-3. P. 469—479.

Cox T., Ford H. The plastic growth responses of three agamospecies of dandelion to two levels of nutrients // Ann. Bot. 1987. Vol. 59. P. 81—91.

Darlington C. D. Recent advances in cytology. 2nd ed. Churchill, London, 1937. 671 p.

Freter L. E., Brown W. V. A cytotaxonomic stady of *Bouteloua curtipendula* and *B. unilora* // Bull. Torrey Bot. Club. 1955. Vol. 82. P. 121—130.

Frost H. B, Soost R. K. Seed reproduction: development of gametes and embryos // The citrus industry. Berkeley, 1968. Vol. 2. P. 290—324.

Gadella T. W. J. Biosystematic studies in *Hieracium pilosella* L. and some related species of the subgenus *Pilosella* // Bot. Notis. 1972. Bd 25. N 4. S. 361—369.

Gadella T. W. J. Cytology and reproduction of *Hieracium* subgenus *Pilosella* // Proc. Kon. Ned. Acad. Wet. 1984. C87 (4). P. 379—399.

Gadella T. W. J. Sexual tetraploid and apomictic pentaploid populations of *Hieracium pilosella* (*Compositae*) // Plant Syst. Evol. 1987. Vol. 157. N 3-4. P. 219—245.

Gadella T. W. J. Some notes on the origin of polyploidy in *Hieracium pilosella* aggr. // Acta. Bot. Neerl. 1988. Vol. 37. N 4. P. 515—522.

Gadella T. W. J. Notes on some triple and inter-sectional hybrids in *Hieracium pilosella* L. subgenus *Pilosella* (Hill.) S. F. Gray // Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. 1992. Vol. 95. N 1. P. 51— 63.

Gounaris E. K., Sherwood R. T., Gounaris I., Hamilton R. N., Gustine D. L. Inorganic salts modify embryo sac development in sexual and aposporous *Cenchrus ciliaris* // Sex. Plant. Reprod. 1991. Vol. 4. P. 188—192.

Gustafsson A. Apomixis in higher plants. Pt. I—III // Lunds Univ. Arsskrift. 1946. Bd 42. S. 1—68; 1947. Bd 43: S. 69—370.

Hussey M. A., Bashaw E. C., Hignight K. W., Dahmer M. L. Influence of photoperiod on the frequency of sexual embryo sacs in facultative apomictic buffelgrass // Euphytica. 1991. Vol. 54. P. 141—145.

Kindiger B., Dewald C. L. A system for genetic change in apomictic eastern gamagrass // Crop Sci. 1996. Vol. 36. P. 250—255.

Kindiger B., Dewald C. L. The reproductive versatility of eastern gamagrass // Crop Sci. 1997. Vol. 37. P. 41—47.

Knox R. B. Apomixis: seasonal and population al differences in a grass // Science. 1967. Vol. 157. P. 325—326.

Leblanc O., Peel M. D., Carman J. G., Savidan Y. Megasporogenesis and megagametogenesis in several *Tripsacum* species (*Poaceae*) // Amer. J. Botany. 1995. Vol. 82. N 1. P. 57—63.

Lobanova L. P., Enaleeva N. Kh. On temperature inducing of cytoembryological prerequisites of apomixis and their realization possibility // Apomixis Newsletter. 1995. N 8. P. 19—20.

Masci S. et al. Facultative apomictic complex of *Ranunculus auricomus* // Harnessing apomixis: a new frontier in plant science: Abstr. of 1st Intern. conf. (Texas, USA, 24—27 Sept., 1995) Texas, 1995. P. 48.

McWilliam J. R., Shanker K., Knox R. B. Effect of temperature and photoperiod on growth and reproductive development in *Hyparrhenia hirta* // Aust. J. Agric. Res. 1978. Vol. 21. P. 557—569.

Morita T. Phytogeography and speciation of *Taraxacum* (*Asteraceae*) in East Asia // Korean J. Plant Taxon. 1994. Vol. 24. N 3. P. 145—155.

Morita T., Sterk A. A., Nijs J. C. M. den. The significance of agamospermous triploid pollen donors in the sexual relationships between diploids and triploids in *Taraxacum* (*Compositae*) // Plant Species Biol. 1990. Vol. 5. P. 167—176.

Nijs J. C. M. den, Sterk A. A. Cytogeographical studies of *Taraxacum* sectio *Taraxacum* in France and adjacent parts of Italy and Switzerland, including some taxonomic remarks. 1. // Acta Bot. Neerl. 1984. Vol. 33. P. 1—24.

Nogler G. A. Gametophytic apomixis // Embryology of angiosperms. Berlin e. a., 1984. P. 475—518.

Nygren A. Form and biotype formation in *Calamagrostis purpurea* // Hereditas. 1951. Bd 37. H. 4. S. 519—532.

Nygren A. Artificial and natural hybridization in European *Calamagrostis* // Symb. Bot. Upsal. 1962. Vol. 17. N 3. P. 5—105.

Pogan E., Wcislo H. Embryological analysis of *Hieracium pilosella* L. from Poland // Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 1995. Vol. 37. P. 53—61.

Richards A. J. Eutriploid facultative agamospermy in *Taraxacum* // New Phytol. 1970. Vol. 69. P. 761—774.

Saran S., Wet J. M. J. de. Environmental control of reproduction in *Dichanthium intermedium* // J. Cytol. Genet. 1976. Vol. 11. P. 22—28.

Savidan Y. H. Nature et heredite de L'apomixie chez *Panicum maximum* Jacq. // Travaux et documents d L'ORSTOM. 1982. Vol. 153. P. 3—159.

Skalinska M. Experimental and embryological studies in *Hieracium aurantiacum* L. // Acta Biol. Crac. Ser. bot. 1971. Vol. 14. N 2. P. 139—152.

Takcholm G. Zytologische Studien über die Gattung *Rosa* // Acta Horti Bergiani (Uppsala). 1922. H. 7. S. 97—381.

Wet J. M. J. de. Diploid-tetraploid-haploid cycles and the origin of variability in *Dichanthium* agamospecies // Evolution. 1968. Vol. 22. N 2. P. 394—397.

Саратовский государственный
университет им. Н. Г. Чернышевского

Получено 7 XII 1998

SUMMARY

Genomic variability has been revealed in *Pilosella* apomictic species (*P. officinarum*, *P. vaillantii*, *P. praealta*, *P.* × *vaillantii-praealta*, *P. echioides-praealta*) and sexual one (*P. echioides*) that form a fragment of *Pilosella* agamic complex in Saratov region. Plants differing in ploidy level (2*x*—6*x*) were revealed in all populations and in progenies of individual plants. The populations of one and the same species separated for approximately three kilometres differed in their genomic variability. The genomic variability observed is proposed to be a result of plant reversion to the lower ploidy levels owing to parthenogenetic development of embryos from eusporic embryo sacs. It is also connected with genomic instability of hybrid forms. As apomictic forms are mainly pentaploid (they have chromosomally unbalances genome), reversion to the dihaploid level occur not with decrease of chromosome number in twice, but more often with decrease for 1*x*—2*x*. In hybridogenic forms populations a lot of mixoploids (1*x*—5*x*) were revealed. Genomic variability in *Pilosella* populations varied essentially in different years and depended on environment factors. Even in the species which are considered to be sexual, apomixis in irregular form was observed. This allows considering apomixis as an unstable system of seed reproduction.

УДК 561.5

© В. Ф. Тарасевич, С. Г. Жилин

ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН *KUPRIANIPOLLIS* (*JUGLANDANAE*) ИЗ СЕНОМАНА—ТУРОНА СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА

V. F. TARASEVICH, S. G. ZHILIN. ELECTRONMICROSCOPICAL INVESTIGATION OF *KUPRIANIPOLLIS* (*JUGLANDANAE*) POLLEN GRAINS FROM SENOMANIAN—TURONIAN OF NORTHERN KAZAKHSTAN

С помощью светового (СМ) и электронных сканирующего (СЭМ) и трансмиссионного (ТЭМ) микроскопов исследованы пыльцевые зерна *Kuprianipollis* из сеномано-туронских отложений, вскрытых в карьере Соколовка (Кустанайская обл., Северный Казахстан). Целью исследования явилось установление ботанической принадлежности рода *Kuprianipollis* на основе возможных родственных связей с современными таксонами. Круг родства его определяется семействами *Rhoipteleaceae*, *Juglandaceae*, *Myricaceae*, *Casuarinaceae* и *Betulaceae* (род *Corylus*), с которыми его сближает общий план строения пыльцевых зерен, строение экзины и структурные особенности ее слоев. Установлено, что наиболее близкие родственные связи вымерший род проявляет с двумя современными родами — *Rhoiptelea* (*Rhoipteleaceae*) и *Alfaropsis* (*Juglandaceae*).

Ключевые слова: пыльца, морфология, ультраструктура, морфотаксон, мел.

Статья посвящается памяти Нины Ивановны Комаровой (1932—1997), палеопалинолога и стратиграфа, вместе с которой один из авторов (С. Г. Жилин) начинал свою палеоботаническую деятельность.

В верхнемеловых отложениях Сибири, Дальнего Востока России и Республики Казахстан обнаружена пыльца весьма своеобразного строения, которая описана Н. И. Комаровой (1980) как новый морфотаксон *Kuprianipollis* N. Komarova. Первые палинологи, находившие подобную пыльцу в меловых отложениях разных районов, сближали ее с *Santalaceae* и определяли ее как *Thesium*, *Santalum* и *Santalacites* (Атлас..., 1960). Позже пыльцевые зерна из верхнемеловых-нижнепалеогеновых отложений с подобными морфологическими признаками фигурировали под родовым названием *Gothanipollis* Krutzsch (Заклинская, 1963).

Материал и методика исследования

Материалом для исследования послужили образцы, отобранные С. Г. Жилиным в 1969 г. из сеномано-туронских отложений (шетиргизская свита) Соколовского карьера, расположенного на левом берегу р. Тобол близ г. Рудного Кустанайской обл. (Республика Казахстан). Мощность шетиргизской свиты в карьере составляет 2—10 м. Свита характеризуется озерно-болотными фациями, представленными мелкозернистыми глинами, содержащими лигнит и обильный растительный детрит (Верхнемеловые..., 1990; Жилин и др., 1997).

Пыльцевые зерна *Kuprianipollis* заключали в желатин-глицерин и изучали с помощью СМ, затем фотографировали при увеличении, кратном 1000, с масляной иммерсией. Для исследования в СЭМ пыльцевые зерна с помощью препаровальной иглы помещали на предметное стекло, отмывали горячей водой, высушивали с применением этилового спирта и окрашивали основным фуксином, чтобы избежать потери исследуемых объектов при последующих операциях. Далее часть зерен переносили на липкую двустороннюю ленту, предварительно приклеенную на специ-

альный металлический столик. После напыления материала золотом пыльцевые зерна изучали в СЭМ (JSM-35). Для исследования в ТЭМ единичные пыльцевые зерна, предварительно отмытые горячей водой и высушенные в абсолютном спирте и ацетоне, заключали в аралдит и выдерживали сначала в течение 2 суток в эксикаторе, а затем помещали для полимеризации в термостат при температуре 60° на 2 суток. Срезы изготавливали стеклянными ножами на ультратоме Reichert, контрастировали на сеточках уранил-ацетатом и цитратом свинца и исследовали с помощью ТЭМ (Tesla-BS 500).

История исследования родов *Gothanipollis, Plicapollis* и *Kuprianipollis*

Род *Gothanipollis* был впервые описан W. Krutzsch (1959) по пыльце из средне-эоценовых бурых углей (месторождение Гайзельталь) Германии. Стратиграфический диапазон его распространения — нижний эоцен—верхний олигоцен. При знакомстве с описаниями пыльцевых зерен и помещенными в таблицах микрофотографиями, дополненными схемой их в разных проекциях для понимания морфологии, обнаруживается довольно сложное и оригинальное их строение. Согласно данным Krutzsch, величина пыльцевых зерен *Gothanipollis* варьирует в пределах от 15 до 30 мкм в диаметре. Они имеют линзовидную или иногда сдвоенно-линзовидную форму. Очертание их в полярной проекции треугольное с вогнутыми сторонами и закругленными или усеченными вершинами. Внутри этого треугольника как бы вписан еще один, с сильно вогнутыми сторонами, что придает пыльце споровидный характер и делает похожей, по нашему мнению, на споры типа *Cyathea*. В центре ее располагается, по описанию Krutzsch, 3-лучевая отметка (Y-Doppelmarke), которую он называет еще тетрадным рубцом. Лучи его достигают вершин треугольника, что еще больше сближает пыльцу со спорами вышеупомянутого рода папоротников. Однако у спор тетрадный рубец располагается на проксимальном полюсе и совпадает с апертурой в виде 3-лучевой щели. В отличие от спор у *Gothanipollis* этот Y-знак имеется как на дистальной, так и на проксимальной сторонах, а лучи его достигают вершин треугольника, где имеется проростковый аппарат в виде вестибулума или поствестибулума. Это свидетельствует о несомненной принадлежности *Gothanipollis* к цветковым растениям, а не к папоротникам. Еще один необычный элемент в строении пыльцевых зерен выявляется у некоторых описанных видов. В полярной области просматривается фигура в виде треугольника с усеченными вершинами и с вогнутыми сторонами, различимого благодаря более интенсивной окрашенности и ориентированного под углом 120° по отношению к очертанию зерна. Тетрадный рубец, имеющийся на обеих сторонах пыльцевого зерна, Krutzsch склонен рассматривать как образование в результате слияния концов борозд на полюсах (синкольп), а отсюда — пыльцевые зерна как синкольпатные. Он не исключал их родства с ныне живущими представителями таксонов из *Loranthaceae* (*Taxillis*).

Описывая еще один новый вид *Gothanipollis cockfieldensis* D. W. Engelhardt из среднего эоцена штата Миссисипи, автор (Engelhardt, 1964) назвал этот апертурный тип пыльцевых зерен синкольпатным или синкольпоратным. Он разделял мнение Krutzsch относительно родственных связей *Gothanipollis*, но кроме *Loranthaceae* (*Taxilis*) он также предполагал родство и с *Sapindaceae* (*Cupania*).

Большое внимание изучению морфологии пыльцевых зерен, отнесенных к роду *Gothanipollis*, уделила Е. Д. Заклинская (1963), описавшая пыльцу разных видов из сенонских и маастрихтско-палеоценовых отложений, развитых по восточному борту Тургайского прогиба (в Кустанайской обл.), в юго-восточном Казахстане, на Енисейском кряже, в Зейско-Буреинской и Чулымо-Енисейской депрессиях, а также в отложениях датского яруса в районе р. Эмбы. Это следующие виды: *Gothanipollis gothanii* Krutzsch, *G. elegans* Zakl., *G. santaloides* (Stelmak) Zakl., *G. archaeplicoides* Zakl. Под разными видовыми названиями ею были описаны пыльцевые зерна, большая часть которых не имела Y-образного знака (синкольпа), на которые указывал в описании Krutzsch, и, таким образом, благодаря более широкому трактованию

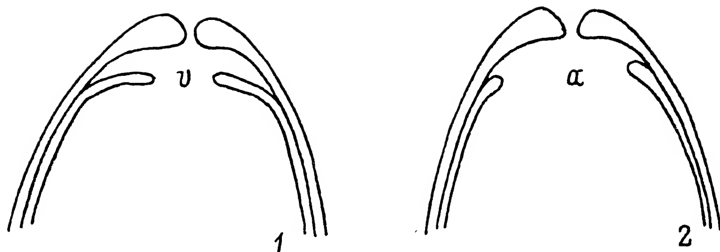


Рис. 1. Схема строения апертур у родов *Plicapollis* (*1*) и *Kuprianipollis* (*2*).
v — вестибулум, *a* — атриум.

морфологических признаков пыльцы *Gothanipollis* этот род оказался (в смысле, приданным ему Заклинской) весьма сборным. Заклинская (1963) дала гипотетическую схему дифференциации апертур у пыльцы родов *Gothanipollis*, *Sporopollis* и *Plicapollis*, из которой видно, что границы между ними установить зачастую сложно. Примером могут служить приведенные ею в работе схемы апертуры у *Sporopollis* (pseudosporites typ.) и *Plicapollis* (santaloides typ.), которые практически неразличимы между собой.

Важным признаком в распознании родов является строение апертуры в целом и ее элементов, показывающих степень ее развития, в том числе присутствие и размеры атриума или вестибулума, поведение складок (plicae) или арок.

W. S. Drugg (1967) описал еще 2 новых вида *Gothanipollis*: *G. thornei Drugg* и *Gothanipollis* sp. из маастрихта—дания Калифорнии, первый из которых сравнивался им с *Gothanipollis archaeplicoides*. Позже этот вид был переведен С. А. Chmura (1973) в другой род *Plicapollis*, которому, по его мнению, он более соответствовал по морфологическим признакам.

Н. И. Комарова (1980), апеллируя к большой гетерогенности (и гетерохронности) рода *Gothanipollis*, выделила из него новый самостоятельный морфотаксон *Kuprianipollis* (названный в честь известного палинолога Л. А. Куприяновой). На наш взгляд, это было вполне правомочно, так как *Kuprianipollis* отличается от *Gothanipollis* отсутствием синкольпатности или синкольпоратности (Engelhardt, 1964). О самостоятельности нового рода свидетельствует также иной, геохронологически более древний, диапазон его распространения (**хронареал**): для *Kuprianipollis* указан поздний мел с включением дания в отличие от раннего эоцена—позднего олигоцена, указанного Krutzsch (1959) для *Gothanipollis*. Род *Kuprianipollis* оказался весьма близким к роду *Plicapollis* по внешней морфологии пыльцевых зерен. Однако анализ детального строения апертурного аппарата, являющегося основным морфологическим признаком, позволяющим различать эти роды, выявляет их принципиальные различия: Н. D. Pflug (1953), автор рода *Plicapollis*, апертурный аппарат этого рода описал как вестибулятный и на этом основании указал на родственные связи с *Alnus* и *Betula*, тогда как род *Kuprianipollis* имеет атриумное строение апертуры (что будет показано ниже при описании ее строения в СМ и ТЭМ). Это позволяет говорить об иных родственных связях, а именно с *Juglandaceae*, *Rhoipteleaceae* и *Myricaceae*. Впервые это ясно изображено на рис. 1.

Анализируя собственный и литературный материал, мы пришли к следующему заключению. Роды *Gothanipollis* и *Kuprianipollis* не только не близки друг другу, но, напротив, принадлежат разным систематическим группам, очень далеким в родственном отношении, и находки их относятся к разным временным интервалам. Engelhardt (1964) справедливо указывал, что род *Gothanipollis* характеризуется синкольпатными или синкольпоратными апертурами. Он поддержал мнение о сходстве *Gothanipollis* с *Loranthaceae* (*Taxilis*) (Krutzsch, 1959) и с *Sapindaceae* (*Cupania*). Иное строение имеет пыльца родов *Kuprianipollis* и *Plicapollis*. Морфология последнего была уточнена Chmura (1973). Обсуждая описанные Drugg (1967) 2 вида *Gothanipollis*: *G. thornei* и *Gothanipollis* sp., он совершенно правильно, по нашему мнению, указал

на отсутствие синкольпатности и синкольпоратности у последних и на этом основании исключил их из рода *Gothanipollis* и отнес к роду *Plicapollis*, что, на наш взгляд, ошибочно (см. также в следующем разделе). Chmura (1973) привел достаточно подробное описание их морфологии, которое сопроводил микрофотографиями пыльцевого зерна и, что особенно ценно, показал строение апертуры в экваториальном плане с разной глубиной фокусировки, что весьма важно для сравнения пыльцевых зерен по всем параметрам. Хотя в описании Chmura указывает на «незаметный» (inconspicuous), по его мнению, вестибулум у этих видов, мы вынуждены считать, что вестибулум у них отсутствует.

Pflug (1953), приводя родовую характеристику пыльцевых зерен *Plicapollis*, указывал на присутствие вестибулума, что и позволило ему на основании этого признака сближать ископаемый род с современными *Betulaceae*. J. J. Groot с соавт. (1961) отмечали также, что некоторые из видов рода *Plicapollis* морфологически подобны *Rhoiptelea chiliantha* Diels et Hand.-Mazz. По нашему мнению, пыльцевые зерна, описанные Chmura (1973), по характеру строения апертур не принадлежат роду *Plicapollis*, а относятся к роду *Kuprianipollis*.

Род *Plicapollis* приурочен к позднему мелу (Pflug, 1953; Groot et al., 1961; Drugg, 1967; Chmura, 1973), так же как и близкий к нему род *Kuprianipollis*.

Видимо, определенное сходство с родом *Kuprianipollis* в строении экзины имеют пыльцевые зерна *Plicapollis pseudoexcelsus* (Krutzsch) Krutzsch subsp. *turgidus* H. D. Pflug, описанного E. A. Stanley и M. Kedves (1976) из нижнего эоцена штата Миссури. Приведенные в работе ультратонкие срезы пыльцевого зерна показывают, что эктэкзина представлена толстым тектумом, узким колумеллятным слоем из толстых гранул и сравнительно отчетливо выраженным подстилающим слоем. Однако особенностью этого вида, на которую указывают авторы, является отсутствие эндэкзины.

Род *Gothanipollis* имеет более позднее происхождение (эоцен—олигоцен) и относится к периоду формирования субтропической древлянской (ранее именуемой полтавской) флоры на территории бывшего СССР (Zhilin, 1989), элементом которой он мог быть. Тип пыльцевых зерен свидетельствует о близком сходстве с пыльцой семейств *Loranthaceae*, *Sapindaceae*, *Myrtaceae* и, возможно, *Santalaceae*. Как известно, древлянская флора имела вечнозеленый субтропический облик (Криштофович, 1957; Zhilin, 1989), тогда как в более раннее время (сеноман—турон) флора включала таксоны, имеющие родственные связи с группой ветроопыляемых (сережкоцветных) типа *Myricaceae*, *Rhoipteleaceae*, *Juglandaceae* и *Betulaceae*. С ними и была генетически связана верхнемеловая пыльца родов *Kuprianipollis*, *Plicapollis*, а также целого ряда других таксонов, морфологически сходных с пыльцой этих семейств. Они входят в стемму *Normapolles*, описанную Pflug (1953), а впоследствии пополненную многими новыми морфотаксонами. В настоящее время, согласно данным D. J. Batten и R. A. Christopher (1981), эта стемма включает около 120 родов, для 86 из которых ими был составлен ключ. В этой обобщающей работе приводятся список родов, а также словарь терминов, употребляемых при их описании. Надо заметить, что Комарова (1980), переведя описанные Заклинской (1963) виды *Gothanipollis* в род *Kuprianipollis*, оставила последний в стемме *Duplospores*, хотя по всем признакам он принадлежит стемме *Normapolles*. Комарова несомненно разделяла точку зрения ряда палеопалинологов (Романовская, Стельмак, 1960; Заклинская, 1963) о родственных связях *Kuprianipollis* с *Santalaceae*.

Обзор рода *Kuprianipollis*

В роде *Kuprianipollis* Комарова (1980) описала 3 новых вида и сделала 4 новые комбинации на основании изучения пыльцы из верхнемеловых отложений юго-западной части Тургайской равнины, а также материалов из уральских, сибирских и дальневосточных разрезов: *Kuprianipollis rhamnoides* (Bolkh.) N. Komarova (сеноман—кампан, Центральный Казахстан, Западная Сибирь); *K. santaloides* (Stelmak) N. Komarova (сеноман—палеоцен, Центральный Казахстан, Сибирь); *K. actinodioides*

(Stelmak) N. Komarova (сеноман—маастрихт, Южный Урал, Центральный Казахстан, Сибирь); *K. elegans* (Zakl.) N. Komarova (турон—маастрихт, Западный и Центральный Казахстан, Сибирь, Сахалин); *K. minutus* N. Komarova (турон—кампан Центрального Казахстана); *K. granulatus* N. Komarova (сеноман—маастрихт Центрального Казахстана); *K. turgaicus* N. Komarova (сеноман—коньяк Центрального Казахстана).

Описания их базируются на изучении в световом микроскопе. В основу описаний положены такие признаки, как форма пыльцевого зерна и характер скульптуры поверхности. По очертанию в полярной проекции, в которой пыльцевые зерна обычно встречаются в препаратах (вследствие сплющенности их по полярной оси), выделены 3 группы: 1) с прямыми или слегка вогнутыми сторонами, 2) с вогнутыми сторонами, 3) с прямыми или слабо выпуклыми сторонами. По характеру скульптуры поверхности пыльцевые зерна объединены в 3 типа: с зернистой, мелкозернистой и неяснозернистой скульптурой. Сравнение описаний и микрофотографий, помещенных автором в работе, показывает большую морфологическую близость описанных видов. Это значительно затрудняет определение их в препаратах. Виды близки по размерам пыльцевых зерен, размерам и форме апертур, и не исключено, что указанные различия в очертании (такие, как прямые или слабо выпуклые стороны, а также прямые или слабо вогнутые стороны) могли появиться в результате фоссилизации. Другим же объяснением этих различий является вариабельность пыльцевых зерен, которая отмечается палинологами при работе с современной пыльцой. Не вызывает сомнения, что подобная вариабельность была свойственна и древним покрытосеменным.

Род *Kuprianipollis* относится к числу руководящих таксонов для верхнемеловых отложений региона (Урал, Казахстан, Сибирь). З. К. Пономаренко и З. С. Паскарь (1990) проследили встречаемость его в верхнемеловых отложениях верхнего Притоболья и выявили следующие закономерности. В сеномане род представлен единичными пыльцевыми зернами, что свидетельствует о незначительном участии его в составе растительного покрова. Расцвет же, по-видимому, приходится на турон и сантон, где содержание пыльцы в спектрах достигало 5—10 %, в то время как в кампане—маастрихте содержание ее снова снижается до 3—5 %.

Цель настоящей работы — не ревизия рода *Kuprianipollis* и его видового разнообразия на основании изучения морфологии пыльцы, а попытка выяснения его ботанической принадлежности на основе близости к конкретной группе современных растений.

При изучении пыльцевых зерен из сеномано-туронских отложений Соколовского карьера мы нашли наибольшее сходство с одним из описанных Комаровой видов, а именно с *Kuprianipollis elegans*.

Kuprianipollis N. Komarova 1980

Типовой вид: *K. granulatus* N. Komarova, сеноман—маастрихт Тургайской равнины.

Kuprianipollis elegans (Zakl.) N. Komarova
Табл. I; II, *5—7, 9, 10*; III; рис. 1, *2*; 2

Kuprianipollis elegans (Zakl.) N. Komarova 1980, Труды Всесоюзн. научно-исслед. геолог. инст. (ВСЕГЕИ), нов. сер., 305: 35, табл. I, фиг. 8—11. — *Gothanipollis elegans* Zakl. 1963, Труды Геолог. инст. АН СССР, 74: 150, табл. I, фиг. 7—9.

Пыльцевые зерна 3-апертурные, изополярные, почти сфероидальные или сплющенно-сфероидальные; в очертании с полюса треугольные, с экватора почти округлые или вытянуто-округлые с выступающими вершинами; полярная ось 15—20 мкм, экваториальный диаметр 25—27 мкм (табл. I, *7—10*; II, *5—7, 9, 10*).

Апертуры сложные, представлены узкими, щелевидными, короткими бороздками, 3.6—5.5 мкм дл., 0.3—1.5 мкм шир., пересекающими ору, прикрытую по краю



Рис. 2. Схематическое изображение стенки пыльцевого зерна *Kuprianipollis elegans*.

1 — тектум с шипиками на поверхности, *2* — инфратектатный слой из грануловидных колумелл, *3* — подстилающий слой, *4* — эндэкзина.

валикообразным утолщением (табл. I, *2*, *6*; II, *9*). Параллельно сторонам зерна от апертуры к апертуре протягиваются утолщения, или дужки, в количестве 6. В области апертуры внутренний слой экзины обрывается, не доходя до отверстия, и образует атриум. Экзина тонкая, 0.8—1.0 мкм толщ., колумеллы не просматриваются. При исследовании в СЭМ выявляется мелкобугорчатая или мелкошипиковая скульптура, бугорки густо расположены, варьируют в небольших пределах (табл. I, *2*, *4*, *6*).

Местонахождение. Соколовский карьер, близ г. Рудный (Кустанайская обл., Северный Казахстан), шетиргизская свита, сеноман—турон, сборы 1969 г.

Геологическое и географическое распространение. Сеноман—маастрихт, от Северного и Центрального Казахстана до Северного Сахалина.

Электронномикроскопическое изучение структуры экзины пыльцевых зерен на ультратонких срезах выявило тектатно-колумеллятное строение ее (табл. III, *1*—*5*; рис. 2). Она сложена хорошо развитым мощным тектумом, превышающим по толщине почти в 4 раза нижележащие слои и пересеченным довольно частыми, очень узкими, радиально ориентированными каналами. Поверхность тектума покрыта мелкими бугорками часто с заостренными верхушками, что хорошо выявляется не только при исследовании поверхности зерен в СЭМ, но и отражено на ультратонких срезах (табл. III). Инфратектатный слой представлен своеобразными колумеллами, имеющими форму округлых или овальных гранул, небольшого размера, расположенных в один ряд параллельно друг другу. В основании инфратектатного слоя присутствует отчетливо выраженный подстилающий слой. К последнему прилегает мелкогранулярная эндэкзина, которая в предапертурной части утолщается в виде неоформленных скоплений гранулярного вещества (табл. III, *1*—*5*). В районе апертуры тектум и колумеллятный слой обрываются одновременно, образуя узкую бороздку, иногда приближающуюся по очертанию к овальной поре (табл. III, 2). Нижележащие подстилающий слой и эндэкзина обрываются, не доходя довольно значительно до отверстия, и образуют атриум, формирующий ору.

Возвращаясь к проблеме рассмотрения некоторых видов *Gothanipollis*, мы обнаружили, что вид *G. thornei* из верхов Морено формации (маастрихт—даний) в Калифорнии, опубликованный Drugg (1967), не относится к роду *Gothanipollis*, а переведен в *Plicapollis* (Chmura, 1973). Проведенное нами исследование показало (см. выше), что в действительности этот вид должен быть отнесен к роду *Kuprianipollis*. Поэтому мы считаем себя вправе дать новую комбинацию и перевести *Gothanipollis thornei* в род *Kuprianipollis*.

Kuprianipollis thornei (Drugg) Taras. et Zhil. comb. nov. — *Gothanipollis thornei* Drugg 1967, Palaeontographica 120B, 1—4: 55, Pl. 8, 29, 30. — *Plicapollis thornei* (Drugg) Chmura 1973, Palaeontographica 141B, 3—6: 143, Pl. 32, 5—9.

Pollen grains triporate, oblate, 20—31 μ in diameter. Outline with double contour in polar view. The outer contour as a more or less straight-sided triangle, the inner contour as a concave triangle formed by folds or arci situated on both hemispheres. Each pore associated with atrium. Exine two-layered.

Holotype: pollen, Escarpado Canyon, Fresno County, California, USA; Maastrichtian-Danian, specimen III 273—283(1) — Drugg, 1967, Pl. 8, fig. 30; California Research Corporation.

Пыльцевые зерна 3-поровые, сплющенные, 20—31 мкм в диам. В полярной проекции наблюдается двойной контур. Внешний контур имеет форму треугольника с более или менее прямыми сторонами, внутренний контур в форме вогнутого

треугольника, который образован складками или арками, расположенными на обеих полусферах. Каждая пара связана с атриумом. Экзина двухслойная.

Голотип: пыльца, каньон Ескарпадо, графство Фресно, Калифорния, США; маастрихт—даний, образец III 273—283(1) — Drugg, 1967, Pl. 8, fig. 30; California Research Corporation.

Тем самым в роде *Kuprianipollis*, имеющем значительный **хроноареал** в позднем мелу—палеоцене Северной Азии, появился калифорнийский представитель, маастрихто-датский *K. thornei.*

Родственные связи *Kuprianipollis* с современными таксонами

Первые палеопалинологи, находившие в верхнемеловых отложениях различных районов пыльцевые зерна, описанные впоследствии как род *Kuprianipollis*, сближали их с представителями *Santalaceae* и описывали как *Thesium*, *Santalum* или как искусственный род *Santalacites*, в названии которого отразилось родство с *Santalum* (Аграновская и др., 1960; Громова и др., 1960; Романовская, Стельмак, 1960; Атлас..., 1960). Позже эту точку зрения на родственные связи *Kuprianipollis* поддержали и другие исследователи (Заклинская, 1963; Комарова, 1980). В связи с этим сравнение морфологии пыльцы позднемелового рода с пыльцой современного рода *Thesium* представляет определенный интерес.

Поэтому мы приводим в статье описание и анализ морфологии и ультраструктуры оболочки пыльцевых зерен современного рода *Thesium*, с которым сближались или даже отождествлялись указанные морфотаксоны.

В настоящее время сведения о морфологии пыльцы рода *Thesium* можно найти в ряде работ (Erdtman, 1952; Куприянова, 1978а; Рябкова, 1987; Fernandez, 1993). Нами пыльца *Thesium* была также дополнительно изучена в СМ, СЭМ и ТЭМ (табл. II, *1—4*), и было проведено сравнение всех ее морфологических элементов с таковыми рода *Kuprianipollis*. Оно показало, что прежде всего прослеживаются принципиальные различия в форме пыльцевых зерен у *Thesium* и *Kuprianipollis*. Если пыльцевые зерна *Kuprianipollis* почти сфероидальные или сплющенно-сфероидальные, изополярные (табл. I, *7—10*), то у *Thesium* они тетраэдрические, гетерополярные (табл. II, *1*, 2). Поэтому поверхность пыльцевых зерен *Thesium* представлена 4 скульптурными, крупносетчатыми площадками, имеющими по краю на границе друг с другом бесскульптурное обрамление. Этот современный род отличается и типом апертур, который очень редко встречается у двудольных растений. Он характеризуется тремя 3-лучевыми щелями, расположенными по экватору на концах тетраэдра и сдвинутыми на проксимальную сторону (табл. II, 2). Проксимальная ориентация апертур была обнаружена Рябковой (1987) у нераспавшихся диад *Thesium gontscharovii* Bobrov и проиллюстрирована в таблице.

Роды *Kuprianipollis* и *Thesium* имеют существенные различия и при сравнении ультраструктуры экзины, к которым относится в первую очередь строение тектума: мощного, сплошного у *Kuprianipollis* (табл. III) и рассеченного глубокими ячеями у *Thesium* (табл. II, *3*, *4*). Эти различия дополняются отсутствием подстилающего слоя у *Thesium* (табл. II, *4*) и наличием его у *Kuprianipollis* (табл. III), а также различным строением эндэкзины (табл. II, *4*; табл. III, *1—3*, *5*). Таким образом, сравнение деталей строения экзины пыльцевых зерен вымершего рода *Kuprianipollis* и сближаемого с ним современного рода *Thesium* также подтверждает отсутствие каких-либо родственных связей между ними, как это раньше предполагалось некоторыми авторами (Атлас..., 1960).

Еще ранее пыльцевые зерна типа *Kuprianipollis* были отнесены Н. А. Болховитиной (1953) к *Rhamnaceae* и, в частности, описывались как *Paliurus rhamnoides* Bolkh. Однако позднее это мнение совершенно справедливо было признано ошибочным. В действительности пыльцевые зерна *Paliurus*, как, впрочем, и в целом *Rhamnaceae*, характеризуются сложными бороздно-оровыми апертурами, причем борозды длинные, иногда почти соединяющиеся на полюсах (Куприянова, 1978б).

Поиски пыльцевых зерен, похожих на позднемеловой род *Kuprianipollis*, среди современных таксонов привели нас к нескольким семействам, относимым прежними таксономистами к сережкоцветным: *Rhoipteleaceae*, *Juglandaceae*, *Myricaceae*, *Casuarinaceae*, *Betulaceae* (*Corylus*). Представителей названных семейств сближают как общий план строения пыльцевых зерен (а именно, сплющенно-сфероидальная или почти сфероидальная форма, треугольное очертание в полярной проекции), так и мелкошипиковый или мелкобугорчатый характер скульптуры поверхности, являющийся отражением приспособления их к ветроопылению. Обращает на себя внимание особенно важный признак, объединяющий эти семейства, — характер ультраструктуры экзины. Схема строения ее у пыльцы этих семейств более или менее однотипна: хорошо выраженный, часто мощный тектум, пересеченный узкими радиальными каналами; инфратектатный слой, состоящий из коротких гранулярных (*Engelhardia*, *Rhoiptelea*, *Casuarina*, *Myrica*, *Betula*) или длинных анастомозирующих (*Corylus*, *Juglans*, *Carya*) колумелл (Takeoka, Stix, 1963; Stone et al., 1964; Stone, Broome, 1971, 1975; Kedves, Pardutz, 1973; Van Campo, Lugardon, 1973; Coetzee, Praglowski, 1984; Clauger, Rowley, 1987), и отчетливый подстилающий слой. Что же касается эндэкзины, то у некоторых современных родов, таких как *Myrica* и *Corylus* (*C. avellana* L.), не обнаруживается граница между подстилающим слоем и эндэкзиной в неапертурном районе, что позволило J. Praglowski (Coetzee, Praglowski, 1984) сделать вывод о присутствии эндэкзины у *Myrica* лишь в апертурном районе. Однако комбинация морфологических элементов, присущая лишь роду *Kuprianipollis*, не позволяет отождествить его с каким-либо из современных родов.

Необходимо остановиться на двух родах, с которыми ближе всего связан род *Kuprianipollis*. Это роды *Rhoiptelea* и *Alfaropsis* (бывшая *Engelhardia roxburghiana* Wall.). Род *Rhoiptelea* обладает дополнительным признаком, указывающим на сходство с ним *Kuprianipollis*, который отсутствует у других названных родов сережкоцветных. Это наличие дужек или утолщений, протягивающихся от апертуры к апертуре (за исключением *Alnus*, имеющего 4 или 5 апертур). Однако полного сходства по строению апертур между родами *Kuprianipollis* и *Rhoiptelea* нет. Определенное различие наблюдается при сравнении апертур, которые, по описанию G. Erdtman (1952), Л. А. Куприяновой (1965) и по нашим данным (табл. II, *8*, *11*, *12*), у *Rhoiptelea* имеют более отчетливую эндапертуру (ору), нежели у рода *Kuprianipollis*. В экваториальной проекции отчетливо прослеживается узкая бороздка, пересекающая округлую ору, образованную за счет расщепления экзины в апертурном районе, т. е. апертура является вестибулятной. У *Kuprianipollis* ора также присутствует, но она прикрыта утолщенным валиком. О наличии ее свидетельствует присутствие атриума, образованного в результате резкого выклинивания подстилающего слоя и эндэкзины (табл. III, 2).

Другой род, с которым обнаруживается сходство в строении пыльцевых зерен *Kuprianipollis*, это *Engelhardia*, а именно *E. roxburghiana*. Этот вид послужил основой И. А. Ильинской (1993) для описания нового монотипного рода *Alfaropsis* на основании строения плодов, а также пыльцевых зерен. Как у *Alfaropsis*, так и у *Kuprianipollis* тектум в 2, а то и в 3 раза толще, чем инфратектатный слой, также хорошо просматривается тонкий, непрерывный подстилающий слой, который при приближении к апертуре резко обрывается. Отличия состоят в ином поведении слоя эндэкзины, которая у современного рода имеет стабильную величину и в виде непрерывного слоя протягивается от апертуры к апертуре в противоположность *Kuprianipollis*, у которого такого постоянства в строении эндэкзины не наблюдается. При приближении к апертуре эндэкзина утолщается и предстает в виде скоплений гранулярного вещества (табл. III, *4*, *5*). У *Alfaropsis* наблюдается более отчетливо выраженный атриум, образующий крупную ору, пересеченную узкой короткой бороздкой.

Заключение

Исследование пыльцевых зерен позднемелового морфотаксона *Kuprianipollis* с помощью СМ, СЭМ и ТЭМ, предпринятое нами для установления его ботанической принадлежности и возможных связей с ныне существующими таксонами, позволило определить круг его родства. Круг этот ограничен следующими семействами сережкоцветных: *Rhoipteleaceae*, *Juglandaceae*, *Myricaceae*, *Casuarinaceae*, *Betulaceae* (а именно *Corylus*). С точки зрения палиноморфологии, представители этих семейств подобны друг другу в общем плане строения пыльцы, стратификации экзины и структуры ее слоев.

Мощный недифференцированный тектум с узкими радиальными каналами и супратектатными элементами в виде бугорков и шипиков обнаружен как у перечисленных выше современных таксонов, так и у позднемелового рода *Kuprianipollis*. Сходство в строении экзины дает право считать, что *Kuprianipollis* принадлежал обсуждаемой группе сережкоцветных и, кстати, тоже был ветроопыляемым. Из всех родов названных семейств наиболее близкие родственные связи *Kuprianipollis* установлены с 2 современными родами — *Rhoiptelea* и *Alfaropsis*. Род *Kuprianipollis* можно рассматривать как промежуточное (связующее) звено между *Rhoipteleaceae* и *Juglandaceae*.

Kuprianipollis, безусловно, является самостоятельным родом. Данные морфологии подтверждают правильность выделения его из рода *Gothanipollis*. К тому же *Kuprianipollis* значительно более древний род (он существовал в сеномане—дании, а *Gothanipollis* — в эоцене—олигоцене). *Kuprianipollis* вместе с родом *Plicapollis* входит в стемму *Normapolles*. В то же время оба рода, несмотря на определенное сходство между собой, обладают признаками, позволяющими их достаточно хорошо дифференцировать. Основным различием между *Kuprianipollis* и *Plicapollis* являются атриумное строение апертуры у первого и вестибулятное — у второго. Что касается рода *Gothanipollis*, то он возник гораздо позднее (в эоцене) и входит в стемму *Duplospores*. К тому же он связан с таксономической группой (включающей *Loranthaceae*, *Sapindaceae*, *Myrtaceae* и *Santalaceae*), весьма далекой от *Kuprianipollis*.

Выражаем благодарность инженерам кабинета электронной сканирующей микроскопии Лаборатории палеоботаники БИН РАН Л. А. Карцевой и Н. В. Ченцовой, а также инженеру при трансмиссионном микроскопе отдела эволюционной морфологии БИН П. А. Цинману за техническую помощь при выполнении работы.

Исследование выполнено при содействии гранта National Geographical Society, Washington, D. C., U. S. A., N 6059-97 и гранта РФФИ № 00-04-48543.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аграновская И. А., Бочарникова А. Д., Мартынова З. И. Краткое описание спор и пыльцы из верхнемеловых отложений восточного склона Северного, Среднего Урала и Зауралья // Атлас верхнемеловых, палеоценовых и эоценовых спорово-пыльцевых комплексов некоторых районов СССР. Л., 1960. С. 111—139. (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 30).

Атлас верхнемеловых, палеоценовых и эоценовых спорово-пыльцевых комплексов некоторых районов СССР. Л., 1960. 575 с. (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 30).

Болховитина Н. А. Спорово-пыльцевая характеристика меловых отложений центральных областей СССР. М., 1953. 183 с. (Тр. ГИН АН СССР. Геол. сер. Вып. 145, № 61).

Верхнемеловые отложения Южного Зауралья (район верхнего Притоболья). Свердловск, 1990. 213 с.

Громова Н. С., Панова Л. А., Эдельштейн Л. И. Краткое описание пыльцы из верхнемеловых и палеоценовых отложений центральных и юго-восточных районов Западно-Сибирской низменности // Атлас верхнемеловых, палеоценовых и эоценовых спорово-пыльцевых комплексов некоторых районов СССР. Л.; 1960. С. 140—199. (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 30).

Жилин С. Г., Корчагина И. А., Потапова Я. Ю., Тарасевич В. Ф., Фриис Э. М., Фрумина С. И. О находке богатого палеокарпологического комплекса на уровне сеномана—турона в

Сарбайском карьере (Северный Казахстан). Топорковские чтения. Рудный, 1997. Вып. III. С. 190—199.

Заклинская Е. Д. Пыльца покрытосеменных и ее значение для обоснования стратиграфии верхнего мела и палеогена. Л., 1963. 256 с. (Тр. ГИН АН СССР. Геол. сер. Вып. 64).

Ильинская И. А. *Alfaropsis* — новый род семейства *Juglandaceae* // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 10. С. 65—83.

Комарова Н. И. Пыльца формального рода *Kuprianipollis* и ее значение для стратиграфии верхнего мела // Палеомикрофитологические исследования для целей стратиграфии. Л., 1980. С. 28—41 (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 305).

Криштофович А. Н. Палеоботаника. Л., 1957. 650 с.

Куприянова Л. А. Палинология сережкоцветных (*Amentiferae*). М.; Л., 1965. 215 с.

Куприянова Л. А. Сем. *Santalaceae* R. Br. — Санталовые // Л. А. Куприянова, Л. А. Алешина. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л., 1978а. С. 122—124.

Куприянова Л. А. Сем. *Rhamnaceae* Juss. — Крушиновые // Там же. С. 99—101.

Пономаренко З. К., Паскарь З. С. Палинофлора. Верхнемеловые отложения Южного Приуралья (район верхнего Притоболья). Свердловск, 1990. С. 145—153.

Романовская Г. М., Стельмак Н. К. Краткое описание спор и пыльцы из верхнемеловых отложений Тургайского прогиба // Атлас верхнемеловых, палеоценовых и эоценовых спорово-пыльцевых комплексов некоторых районов СССР. Л., 1960. С. 200—268. (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 30).

Рябкова Л. С. Сем. 38. Санталовые — *Santalaceae* R. Br. // Палинография флоры Таджикской ССР. Осоковые — Портулаковые. Л., 1987. С. 76.

Batten D. J., Christopher R. A. Key to the recognition of *Normapolles* and some morphologically similar pollen genera // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981. Vol. 35. P. 359—383.

Clauger D., Rowley J. R. *Betula* pollen grain substructure revealed by fast atom etching // Pollen et spores. 1987. Vol. 29. N 1. P. 5—20.

Coetzee J. A., Praglowski J. Evidence for the occurrence of *Casuarina* and *Myrica* in the Tertiary of South Africa // Grana. 1984. Vol. 23. N 1. P. 23—41.

Chmura C. A. Upper Cretaceous (Campanian—Maastrichtian) Angiosperm pollen from the western Sor Joaquin valley, California, USA // Palaeontographica. 1973. Abt B. Bd 141. Lf. 3-6. S. 83—171.

Drugg W. S. Palynology of the Upper Moreno Formation (Late Cretaceous—Palaeogene) Escarpado Canyon, California // Palaeontographica. 1967. Abt. B. Bd 120. Lf. 1-4. S. 1—71.

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p.

Engelhardt D. W. A new species of *Gothanipollis* Krutzsch from the Cockfield Formation (Middle Eocene) of Mississippi // Pollen et spores. 1964. Vol. 6. N 2. P. 595—600.

Fernandez M. C. Apertural system and exine stratification in the *Thesium divaricatum* (*Santalaceae*) // Grana. 1993. Vol. 32. N 4-5. P. 308—310.

Groot J. J., Penny J. S., Groot C. R. Plant microfossilies and age of the Raritan Tuscaloosa and Magothy Formations of the Eastern United States // Palaeontographica. 1961. Abt. B. Bd 108. Lf. 3-6. P. 101—140.

Kedves M., Pardutz A. Ultrastructural studies of Amentiflorae pollen grains. I // Acta Biol. Szeged. 1973. Vol. 19. N 1-4. P. 19—32.

Krutzsch W. Micropaläontologische (Sporenpaläontologische) Untersuchungen in der Braunkohle des Geilseltales // Geologie. 1959. Jb. 8. Beih. 21—22. S. 3—425.

Pflug H. D. Zur Entstehung und Entwicklung des Angiospermiden—Pollens in der Erdgeschichte // Palaeontographica. 1953. Abt. B. Bd 95. Lf. 4-6. S. 60—171.

Stanley E. A., Kedves M. Electronmicroscopical investigation of the Normapolles group and some other selected European and North American pollen. II // Pollen et spores. 1976. Vol. 18. N 1. P. 105—127.

Stone D. E., Reich J., Whitfild S. Fine structure of the walls of *Juglans* and *Carya* pollen // Pollen et spores. 1964. Vol. 6. N 2. P. 379—392.

Stone D. E., Broome C. R. Pollen ultrastructure: evidence for relationship of the *Juglandaceae* and *Rhoipteleaceae* // Pollen et spores. 1971. Vol. 13. N 1. P. 5—14.

Stone D. E., Broome C. R. *Juglandaceae* A. Rich et Kunth // World Pollen and Spore Flora. 1975. Vol. 4. P. 1—35.

Takeoka M., Stix E. On the fine structure of the pollen walls in some Scandinavian *Betulaceae* // Grana palynologica. 1963. Vol. 4. N 2. P. 161—188.

Van Campo M., Lugardon B. Structure grenue infratectale de l'ectéxine des pollen de quelques Gymnospermes et Angiospermes // Pollen et spores. 1973. Vol. 15. N 2. P. 171—187.

Zhilin S. G. History of the development of the Temperate Forest Flora in Kazakhstan, U. S. S. R. from the Oligocene to the Early Miocene // The Bot. Rev. 1989. Vol. 55. N 4. P. 205—330.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 XI 1999

SUMMARY

Pollen grains of *Kuprianipollis* from the Senomanian-Turonian deposits of Sokolovka Quarry (Kustanay region, Northern Kazakhstan) have been investigated. This genus was separated from *Gothanipollis* Krutzsch by N. I. Komarova on a basis of distinctive morphological features of their pollen grains and different stratigraphic distribution: *Gothanipollis* mainly characterizes the European Palaeogene, whereas *Kuprianipollis* is spread in the Cretaceous of Kazakhstan. The target of the present investigation was the determination of *Kuprianipollis* affinities among modern families. The families *Rhoipteleaceae*, *Juglandaceae*, *Myricaceae*, *Casuarinaceae* and *Betulaceae* (*Corylus*) are found to be related to *Kuprianipollis.* They are close one to the other in their common type of arrangement of the pollen grains, exine composition and structure peculiarities of its layers. The extinct genus has closer relationships with two modern genera — *Rhoiptelea* (*Rhoipteleaceae*) and *Alfaropsis* (*Juglandaceae*).

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.475.2 + 581.824.1

© Н. И. Блохина, В. Ю. Минхайдаров

ИЗМЕНЧИВОСТЬ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ДРЕВЕСИНЫ *LARIX OLGENSIS* (*PINACEAE*)

N. I. BLOKHINA, V. Yu. MINKHAIDAROV. VARIABILITY OF THE *LARIX OLGENSIS* (*PINACEAE*) WOOD ANATOMY

Изучена возрастная и географическая изменчивость структурных признаков древесины у *Larix olgensis* из разных частей ареала. Уточнена и дополнена анатомическая характеристика древесины этого вида.

Ключевые слова: *Larix olgensis, Pinaceae*, анатомия древесины, систематика.

Лиственница — одна из основных лесообразующих пород российского Дальнего Востока (РДВ), однако в литературе отсутствуют сведения по анатомическому строению древесины ряда видов или имеются неполные описания и противоречивые данные. Это относится и к лиственнице ольгинской — *Larix olgensis* A. Henry. Е. В. Будкевич (1956, 1961) приводит данные только по анатомическому строению древесины 15-летней веточки диаметром 4—5 мм с годичными кольцами 0.1—0.4 мм шириной. Однако древесина веток (особенно тонких) по анатомическим признакам отличается от зрелой древесины ствола (Чавчавадзе, 1975, 1979), у различных видов лиственницы практически не различима между собой (Будкевич, 1956) и весьма сходна с молодой древесиной ели и псевдотсуги (Блохина, 1998).

В работе P. Greguss (1972) дается описание зрелой древесины ствола лиственницы ольгинской, однако не отмечен ряд важных диагностических признаков (количество клеток эпителия, выстилающих вертикальные и горизонтальные смоляные ходы, рядность широкой части радиальных лучей и др.). К тому же описание сделано на основе материала, полученного из Китая, без географической привязки исследованного образца; указано лишь на произрастание лиственницы ольгинской в Восточной Азии в окрестностях г. Владивостока. Сама лиственница приведена как разновидность лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. var. *olgensis* Ostenfeld and Syrah (*L. olgensis* A. Henry).

Цель проведенных исследований — уточнить и дополнить анатомическую характеристику древесины *Larix olgensis*, проследить возрастную и географическую изменчивость структурных признаков древесины этого вида. В задачи исследования входило изучение анатомического строения древесины ствола по направлению от сердцевины к коре у *L. olgensis* из locus classicus и для сравнения — из некоторых других частей ареала.

Материал и методика

В настоящей работе *Larix olgensis* рассматривается в узком понимании. По данным Г. В. Гукова (1976), ареал *L. olgensis* охватывает морское побережье и восточные склоны Сихотэ-Алиня между бухтой Валентина на юге и заливом Владимира на севере; по горным склонам она распространена несколько далее на север и встречается в устьях рек Зеркальная и Рудная (рис. 1). Насаждения резко сокращаются из-за пожаров и хозяйственной деятельности человека (лиственница давно

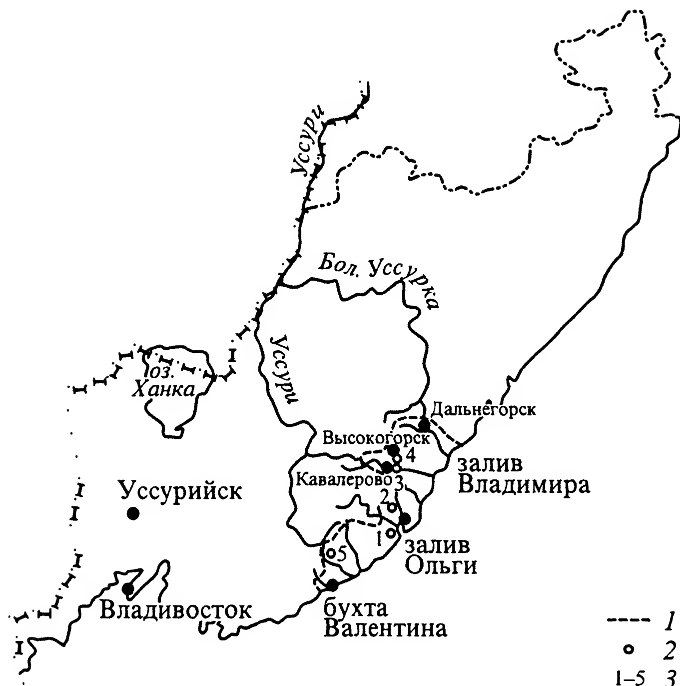


Рис. 1. Распространение *Larix olgensis* и точки сбора материала.
1 — граница ареала, *2* — точки сбора материала, *3* — нумерация модельных деревьев.

ТАБЛИЦА 1

Местонахождение и характеристика исследованных модельных деревьев

№ дерева	Местонахождение	Возраст дерева, лет	Высота дерева, м	Диаметр ствола на высоте 1.3 м над уровнем почвы
1	Побережье залива Ольги, береговой обрыв севернее мыса Линдена (условия произрастания типового экземпляра вида) — locus classicus	95	13.6	26
2	Правый берег р. Арзамазовка, 8 км вверх по течению от пос. Серафимовка, падь Тигровая, между сопками (оптимальные условия произрастания вида)	60	22.4	17
3	От пос. Высокогорск 3.3 км в сторону пос. Кавалерово, в распадке у дороги (северная часть ареала)	60	20.5	21
4	От пос. Высокогорск 1.5 км в сторону пос. Кавалерово, на склоне сопки (северная часть ареала)	56	24	21
5	Верховья р. Родниковая (левый приток р. Милоградовка в ее верхнем течении) — наиболее южная часть ареала	54	17.7	20.5

уничтожена вблизи пос. Ольга). Во время полевых исследований 1997 г. на побережье залива Ольги ее удалось обнаружить только в виде единичных деревьев на мысе Мраморный и несколько севернее мыса Линдена.

Для изучения выбрано 5 модельных деревьев (М) *Larix olgensis* A. Henry (табл. 1). Анатомическое исследование проводилось на образцах древесины ствола, взятых на высоте 1.3 м над уровнем почвы; к этой высоте относятся установившиеся в практике лесоводства таксационные измерения.

У каждого модельного дерева с восточной стороны ствола сделали спилы древесины, из которых выкалывали кубики через каждые 10 годичных колец по направлению от сердцевины к коре. Далее проводилось холодное размачивание или кипячение в смеси воды и глицерина (2 : 1) по общепринятой в ксилотомии методике (Гаммерман и др., 1946; Яценко-Хмелевский, 1954; Ворошилова, Снежкова, 1984; Атлас..., 1992). Срезы изготавливались при помощи бритвы от руки в трех взаимно перпендикулярных направлениях: поперечном, радиальном и тангенальном — и заключались в глицерин-желатину. Проводили анализ первых 10 годичных колец и далее через каждые 10 годичных колец. Всего исследовано 810 срезов (у М 1 — 179, М 2 — 219, М 3 — 144, М 4 — 136, М 5 — 132 среза). Анатомический анализ и микрофотографирование выполнялись с помощью светового микроскопа.

Результаты

Сравнительный анализ возрастной изменчивости признаков анатомического строения древесины ствола на высоте 1.3 м над уровнем почвы, выполненный по направлению от сердцевины к коре у 5 модельных деревьев *Larix olgensis* из разных частей ареала этого вида, позволил выявить следующие закономерности.

Годичные кольца изменяются от очень узких (менее 2 мм) вблизи сердцевины до 1.5—2(4—5) мм шириной в зрелой древесине, но чаще они в пределах 1—2 мм. Выражены годичные кольца отчетливо, переход от ранней древесины к поздней в самых первых годичных кольцах молодой (до 10-го слоя прироста) древесины постепенный, в дальнейшем он становится резким. Поздняя древесина занимает, как правило, не более 1/3, реже 1/2 ширины годичного кольца (табл. I, *2*).

Размеры трахеид ранней древесины на поперечном сечении изменяются от 20—25 × 30—32 мкм вблизи сердцевины до 20—30 × 40—50 мкм в древесине с 10-го по 30-й годичный слой и 20—40 × (40)50—70(80) мкм в древесине после 30-го годичного кольца. Размеры поздних трахеид изменяются от 3—5 × 15—20(25) мкм вблизи сердцевины до 10—12 × 20—30 мкм в древесине с 10-го по 30-й годичный слой и 10—24 × 10—30(40) мкм в древесине после 30-го годичного кольца. Толщина стенок трахеид ранней древесины не превышает 3, поздней — 4.5—6 мкм.

Поровость радиальных стенок трахеид ранней древесины обильная, однорядная и двурядная (табл. I, *3—5*). Однако до 10-го годичного слоя на радиальных стенках трахеид присутствуют только однорядные округлые окаймленные поры. С возрастом дерева увеличивается количество однорядных пор овальной формы, которые постепенно становятся преобладающими и все более уплощаются горизонтально. Начиная с 30-го годичного кольца обычными являются крупные округлые и овальные окаймленные поры (табл. 2).

Двурядные окаймленные супротивные поры радиальных стенок трахеид ранней древесины появляются с 10-го годичного кольца (табл. 3). Сначала они встречаются очень редко — по одной-две поры на стенке трахеиды, ближе к 20-му годичному кольцу наблюдаются до 4—8(9) пор, а с 30-го годичного кольца двурядные поры становятся многочисленными и в дальнейшем, как правило, преобладают. Изменчивость размеров окаймленных однорядных и двурядных пор радиальных стенок трахеид ранней древесины в зависимости от возраста дерева отражена в табл. 2 и 3. Отверстия пор включенные, округлые и овальные (в зависимости от формы поры), размером 6 × 6 и 6 × 9 мкм соответственно.

ТАБЛИЦА 2

Размеры (мкм) однорядных окаймленных пор на радиальных стенках трахеид ранней древесины

Модельное дерево	Число последовательных слоев прироста древесины по радиусу ствола								
	0—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60	60—70	70—80	80—90
					Округлые поры				
1	18—21	18—21(24)	(18)21—24	21—24	21—24	21—24	21—24	21—24	21—24(27)
2	18—21	18—21	(18)21—24	21—24(27)	21—24(27)	21—24(27)			
3	18—21	18—21(24)	(18)21—24	21—24	21—24				
4	18—21	18—21(24)	(18)21—24	21—24					
5	18—21(24)	18—24	(18)21—24	21—24	21—24				
					Овальные поры				
1	18×21	18—24×21—24(27)	18—24×21—27	18—24×21—27(30)	(18)21—27×21—30	(18)21—27×21—30	(18)21—27×21—30	(18)21—27×21—30	(18)21—27×21—30
2	18—21×21—24	18—24×24—27	18—24×24—27(30)	18—24×21—30	(18)21—24×21—30	(18)21—24(27)×21—30			
3	18—21×21—24	18—21×21—24	18—21×21—24	21—24×24—27	21—24×24—27(30)				
4	18—21×21—24	18—21×21—24	18—21×21—24	21—24×24—27(30)					
5	18—21×21—24	18—21×21—24	(18)21—24×21—27	(18)21—27×21—30	21—27×24—30				

ТАБЛИЦА 3

Размеры (мкм) двурядных окаймленных пор на радиальных стенках трахеид ранней древесины

Модельное дерево	Число последовательных слоев прироста древесины по радиусу ствола								
	0—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60	60—70	70—80	80—90
					Округлые поры				
1	—	18	18—21(24)	(18)21—24	21—24	21—24	21—24	21—24	21—24
2	—	18	18—21	18—21	(18)21	(18)21(24)			
3	—	18—21	18—21	(18)21—24	21—24				
4	—	18—21	18—21	21—24					
5	—	18—21(24)	18—24	(18)21—24	21—24				
					Овальные поры				
1	—	18×21	18—21×21—24	18—21×21—24	18—21×21—24	18—21×21—24	18—21×21—24	18—21×21—24	18—21×21—24
2	—	18×21	18×21	18×21	18×21	18—21×21—24			
3	—	18×21	18×21	18×21	18—21×21—24				
4	—	18×21	18×21	18×21					
5	—	18—21×21—24	18—21×21—24	18—21×21—24	18—21×21—24				

Примечание. Прочерк означает отсутствие признака.

Поровость радиальных стенок трахеид поздней древесины однорядная, поры округлые диаметром 12—15(18) мкм свободно расположены по длине трахеиды. Однако наиболее крупные поры приурочены к самым первым трахеидам поздней древесины; вблизи границы годичного кольца трахеиды вообще лишены пор.

Мелкие окаймленные поры на тангенальных стенках трахеид появляются ближе к 10-му годичному кольцу и присутствуют как в ранней, так и в поздней древесине (табл. I, *7*). Поры обильные, однорядные и двурядные, диаметром 6—9(10—12) мкм, расположены свободно по длине трахеиды; двурядные поры в очередном и более или менее супротивном расположении.

Крассулы, сопровождающие двурядные окаймленные поры, появляются на радиальных стенках трахеид только к 30-му годичному кольцу, когда двурядные поры становятся обильными (табл. I, *3*).

Спиральные утолщения (табл. II, *4, 5*) на стенках вертикальных трахеид присутствуют только в молодой древесине и только на стенках поздних трахеид.

Спиральная штриховатость на стенках вертикальных трахеид (табл. I, *6*) присутствует у всех модельных деревьев, кроме М 2 (из оптимальных условий произрастания). У деревьев М 4 и М 5 она появляется к 10-му годичному кольцу, а у М 1 и М 3 встречается начиная с 20-го годичного кольца (у М 3 в древесине с 40-го по 50-й годичный слой отмечена обильная штриховатость в зоне перехода от ранней древесины к поздней). Встречается спиральная штриховатость как в поздней, так и в ранней древесине.

Тяжевая паренхима в зрелой древесине скудная и обычно приурочена к вертикальным смоляным ходам (сопровождающая), диффузная, но у модельных деревьев М 3 и М 4 (из северной части ареала) помимо диффузной присутствует терминальная паренхима в виде коротких тангентальных цепочек из 2—3 клеток. Обильная тяжевая паренхима наблюдается только в первых трех годичных кольцах, причем как в поздней, так и в ранней древесине (табл. I, *1*); в дальнейшем она располагается в основном в поздней древесине. Иногда наблюдается паренхима травматического происхождения. Поперечные стенки клеток тяжевой паренхимы гладкие, иногда с 1—2 слабо выраженными узелками, у паренхимы травматического происхождения — с 1—2(3) зубчиками; на радиальных и тангентальных стенках — свободно расположенные мелкие простые и полуокаймленные поры (табл. I, *9, 10*).

Однорядные лучи высотой 1—25(30—36), чаще в пределах 20 клеток; изредка с 1—2(5) двурядными участками. Изменчивость высоты однорядных лучей по радиусу ствола представлена на рис. 2. Лучевые клетки на тангентальном срезе высотой 18—21(24—30) мкм и шириной 15—18 мкм. Горизонтальные стенки лучевых клеток пористые, реже встречаются гладкие участки; тангентальные стенки с 1—3 зубчиками. Лучи преимущественно сложные: полуобрамленные, обрамленные (преобладают) и смешанные. Лучевые трахеиды (табл. II, *2, 3, 11*) гладкостенные, нередко с неровными сильно изогнутыми внешними оболочками; в основном краевые (располагаются 1—2(3) слоями), несколько реже срединные (в середине луча трахеиды располагаются тоже 1—2(3) слоями), иногда образующие самостоятельные одно-трехслойные лучи.

На полях перекреста в ранней древесине 2—6(8) мелких пицеоидных пор диаметром 5 мкм (табл. I, *1, 8*; табл. II, *7—10*). При этом в начале годичного кольца при пересечении лучей с широкими трахеидами как по краям, так и в середине луча обычно встречается 6—8 пор, которые располагаются двумя горизонтальными рядами, реже диффузно; но иногда только 3—4 поры, расположенные, однако, в одном горизонтальном ряду. На более узких полях перекреста — (4)5—6 пор в двух горизонтальных рядах, реже — диффузно; иногда только 2 поры, которые располагаются в одном горизонтальном ряду. В поздней древесине на полях перекреста 1—2 поры в очередном или супротивном (одна над другой) расположении. Изменчивость количества пор на полях перекреста в зависимости от возраста дерева отражена в табл. 4.

Вертикальные смоляные ходы наблюдаются со 2—3-го годичного кольца, располагаясь по всему годичному слою, в дальнейшем они встречаются в основном в

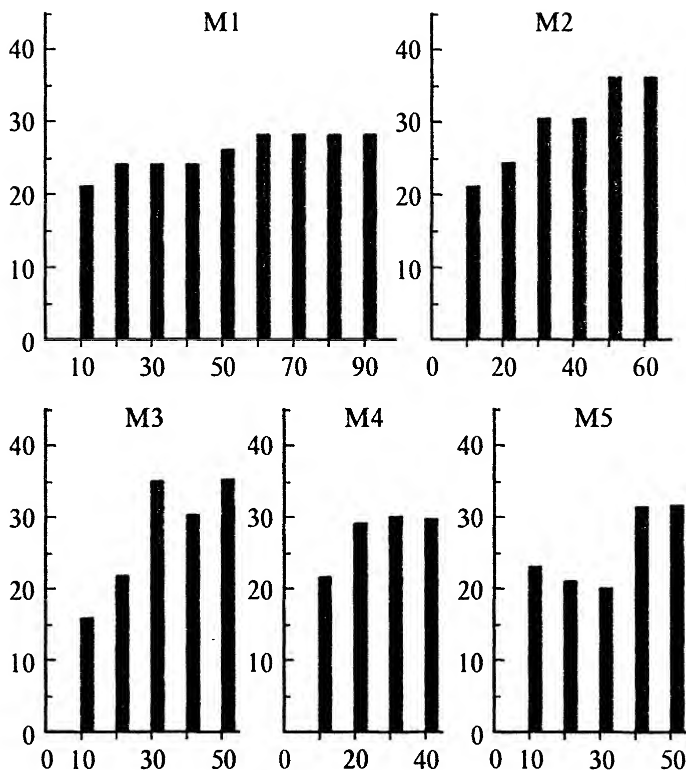


Рис. 2. Возрастная изменчивость высоты однорядных лучей по радиусу ствола (на высоте 1.3 м над уровнем почвы).

М 1—М 5 — номера модельных деревьев. По оси абсцисс — число последовательных слоев прироста древесины по радиусу ствола; по оси ординат — высота лучей, клетки.

поздней древесине. Смоляные ходы (табл. I, 2) выстланы (6)8—10(12) толстостенными клетками эпителия, одиночными и группами по 2—3(4) хода, имеют округлую и овальную форму и размеры (24)30—80 и (24)30—42 × (36)48—80 мкм соответственно.

Горизонтальные смоляные ходы имеют по (6)8—10(12) толстостенных клеток эпителия (табл. II, *12—14*). В молодой древесине они располагаются только в двурядной части радиального луча, лучи с широкой дву-трехрядной частью появляются в 10—20-х годичных кольцах (у М 2 — к 10-му годичному слою), а частично трехрядные лучи — в 20—30-х слоях прироста (у М 1 и М 2 — к 20-му годичному кольцу). С возрастом дерева увеличивается рядность широкой части лучей, содержащей горизонтальные смоляные ходы (табл. 5). Однако у М 5 отсутствуют лучи с трехрядной частью или встречаются как исключение в 40—50-х годичных слоях. В то же время у М 1 и М 3 в 40—50-х годичных кольцах найдено по одному лучу с трех-четырехрядной частью, содержащей смоляной ход (признак весьма характерный для древесины елей). Горизонтальные смоляные ходы у М 1 и М 3 иногда располагаются в центре мощной двурядной части луча, протяженность которой 4—5 клеток с каждой стороны от смоляного хода. К 20-му годичному кольцу появляются лучи, содержащие в широкой (как правило, двурядной) части по два горизонтальных смоляных хода, чаще они встречаются в древесине с 30-го слоя прироста и более. Однорядные окончания лучей, содержащих горизонтальные смоляные ходы, в молодой (до 10-го годичного кольца) древесине, как правило, равные и короткие, реже неравные и сравнительно длинные. С возрастом растения увеличивается их протяженность, а также количество лучей с резко неравными по числу слоев и длинными

ТАБЛИЦА 4

Число пор (шт.) на полях перекрестка в зависимости от возраста дерева

Модельное дерево	Число последовательных слоев прироста древесины по радиусу ствола								
	0—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60	60—70	70—80	80—90
1	1—4(5)	1—4(6)	1—6(7—8)	1—6(7—8)	1—6(8)	1—6(8)	1—6(8)	1—6(8)	1—6(8)
2	1—4(5)	1—4(6)	1—6(7)	1—6(7)	1—6(8)	1—6(8)			
3	1—4	1—4(6)	1—6(7)	1—6(7)	1—6(7)				
4	1—4	1—4(6)	1—6(7)	1—6(7)					
5	1—4(6)	1—6(7)	1—6(7)	1—6(7—8)	1—6(7—8)				

ТАБЛИЦА 5

Характеристика широкой части лучей, содержащей горизонтальные смоляные ходы

Модельное дерево	Число последовательных слоев прироста древесины по радиусу ствола																										
	0—10			10—20			20—30			30—40			40—50			50—60			60—70			70—80			80—90		
	Рядность широкой части лучей																										
	2	2—3	3	2	2—3	3	2	2—3	3	2	2—3	3	2	2—3	3	2	2—3	3	2	2—3	3	2	2—3	3	2	2—3	3
1	+	−	−	+	+−	+−−	++	+	+−−	+	+	+−	+	+	+−	+	+	+	+	+	+	+	++	+	+	++	++
2	+	+−	−	++	+	+−	++	+	+−	+	+	+	+	+	+	+	+	+									
3	+	−	−	+	+−	+−	++	+	+−	+	+	+−	+	+	+												
4	+	−	−	+	+−	−	++	+	+−−	+	+	+−															
5	+	−	−	+	−	−	+	+−−	−	+	+−	−	+	+	+−−												

Примечание. «+» — признак присутствует, «−» — отсутствует, «++» — преобладает, «+ −» — встречается редко, «+ − −» — очень редко. 2 — широкая часть лучей, содержащая горизонтальный смоляной ход, двурядная; 2—3 — дву-трехрядная, 3 — трехрядная.

однорядными окончаниями, состоящими, например, из 2 и 27, 8 и 24, 6 и 20, 3 и 15 клеток и т. д. В целом короткое окончание не превышает 7(15), а длинное — 18(27) клеток, но встречаются и сравнительно равные длинные окончания из 12 и 20, 17 и 20, 15 и 18 клеток.

Обсуждение

В результате проведенного исследования уточнена и дополнена анатомическая характеристика древесины *Larix olgensis*. Установлено, что основные диагностические признаки анатомического строения древесины этого вида окончательно формируются к 30—40-му годичному кольцу и в дальнейшем практически не изменяются.

Несколько выделяется из числа исследованных объектов М 5 из южной части ареала. Для этого модельного дерева характерно наиболее раннее становление (к 40-му годичному кольцу) окончательных размеров двурядных окаймленных пор радиальных стенок трахеид как округлой, так и овальной формы, а также появление крупных округлых окаймленных пор в однорядном расположении, хотя последние не достигают максимального размера, характерного для зрелой древесины, например М 1 и М 2. Овальные однорядные окаймленные поры размером до 27—30 мкм у М 5 появляются несколько позже, чем у других модельных деревьев. Раньше других у М 5 появляется на поле перекреста 6—7 и несколько позднее 8 пицеоидных пор, однако 8 пор у М 5 встречаются крайне редко. Кроме того, у М 5 отмечены лучи с меньшей рядностью широкой части, содержащей горизонтальный смоляной ход.

Таким образом, у М 5 процесс становления дефинитивной древесины в ряде случаев оказался более растянутым. Вероятно, это вызвано произрастанием в наиболее южной части ареала, на незаболоченном участке речной долины с хорошим водоснабжением. В верхнем течении р. Милоградовка, откуда происходит М 5, отмечен один из наибольших массивов *Larix olgensis* (Гуков, 1976). Однако в этих местах произрастает *L. komarovii* B. Kolesn., весьма близкая к *L. olgensis*, но более широко распространенная и еще недостаточно изученная (отсутствуют данные и по анатомии ее древесины). Здесь, в юго-восточной части ареала, *L. komarovii* образует широкую полосу контактов с *L. olgensis* (Гуков, 1976). Поэтому нельзя полностью исключать предположение о возможной принадлежности М 5 к *L. komarovii* или возможном влиянии последней. Некоторые авторы (Шишкин, 1933; Дылис, 1961; Бобров, 1972, 1978) не отличают эту лиственницу от *L. olgensis* или рассматривают ее в качестве разновидности последней. Возможно, изучение анатомии древесины *L. komarovii* из locus classicus и других точек ареала могло бы внести ясность в решение вопроса о видовой самостоятельности этой лиственницы и соответственно уточнении границ ареала и объема вида *L. olgensis*.

По анатомическим признакам древесины в секции *Larix—Pauciseriales* Patschke выделяются 2 подсекции (Блохина, 1997, 1998). Наличие спиральных утолщений на стенках вертикальных трахеид позволяет включить *L. olgensis* в одну подсекцию вместе с *L. sibirica* Ledeb. (видовой ряд *Eurasiatica* Sukacz.) и *L. decidua* Mill. (видовой ряд *Europaeae* Bobr.), тогда как *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. (видовой ряд *Paucisquamatae* Sukacz.) относится к другой подсекции, характеризующейся полным отсутствием спиральных утолщений.

Наличие спиральных утолщений сближает *L. olgensis* и с представителями секции *Multiseriales* Patschke, особенно с *L. lyallii* Parl. и *L. occidentalis* Nutt. (видовой ряд *Lyallianae* Sukacz.), произрастающими в Скалистых и Каскадных горах, хотя у многорядных лиственниц спиральные утолщения имеются на стенках не только вертикальных, но и лучевых трахеид. У *L. lyallii*, подобно *L. olgensis*, крупные поры (24—27 мкм диаметром) радиальных стенок трахеид ранней древесины, а у *L. occidentalis* большое количество пор (до 10) на полях перекреста (Блохина, 1998). Как и у всех многорядных лиственниц, у *L. olgensis* только пицеоидный тип пор полей перекреста, тогда как у *L. sibirica* и *L. decidua* 3 типа пор: пицеоидный, таксодиоидный и купрессоидный, а у *L. gmelinii* — пицеоидный и таксодиоидный типы.

Таким образом, у *L. olgensis* нет прямых родственных отношений с каким-либо из упомянутых видовых рядов, что подтверждает правомерность ее выделения в самостоятельный видовой ряд *Olgensiformes* Kolesn. Обнаруженное сходство, вероятно, обусловлено лишь общностью происхождения от древних предков. Значительное сходство с многорядными лиственницами, которые по морфолого-анатомическим признакам строения шишек и хвои наиболее близки к исходному виду и рано отделились от основного ствола лиственниц (Сукачев, 1924), позволяет предполагать возможную относительную древность лиственницы ольгинской.

Авторы признательны проф. Г. В. Гукову (Институт лесного и лесопаркового хозяйства Приморской государственной сельскохозяйственной академии) за консультации и методическую помощь при сборе материала, а также ведущему инженеру К. П. Новиковой (Биолого-почвенный институт ДВО РАН) за фотопечать.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас древесины и волокон для бумаги. М., 1992. 329 с.

Блохина Н. И. Опыт применения данных по анатомии древесины в систематике лиственниц //Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997. С. 17—18.

Блохина Н. И. Проблемы систематики лиственниц по признакам анатомического строения древесины // Комаровские чтения. Владивосток, 1998. Вып. 45. С. 10—29.

Бобров Е. Г. История и систематика лиственниц. Л., 1972. 96 с. (Комаровские чтения; Вып. 25).

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 188 с.

Будкевич Е. В. Анатомическое строение древесины видов *Larix* в связи с их систематикой // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 1. С. 64—80.

Будкевич Е. В. Древесина сосновых. М.; Л., 1961. 151 с.

Ворошилова Г. И., Снежкова С. А. Древесина лесообразующих и сопутствующих пород Дальнего Востока. Владивосток, 1984. 155 с.

Гаммерман А. Ф., Никитин А. А., Николаева Т. Л. Определитель древесин по микроскопическим признакам. М.; Л., 1946. 143 с.

Гуков Г. В. Рекомендации по ведению хозяйства в лиственничных лесах Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1976. 301 с.

Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М., 1961. 210 с.

Сукачев В. Н. К истории развития лиственниц // Лесное дело. М.; Л., 1924. С. 12—44.

Чавчавадзе Е. С. Изменение с возрастом морфологических признаков паренхимы вторичной древесины сосновых (*Pinaceae*) // Вопросы сравнительной морфологии семенных растений. Л., 1975. С. 165—190.

Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. Л., 1979. 191 с.

Шишкин И. К. К познанию ольгинской лиственницы (*Larix olgensis* A. Henry) // Бот. журн. 1993. Т. 18. № 3. С. 162—210.

Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л., 1954. 337 с.

Greguss P. Xylotomy of the living Conifers. Budapest, 1972. 329 p.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток
E-mail: evolut@eastnet.febras.ru

Приморская государственная
сельскохозяйственная академия
Уссурийск, Приморский край

Получено 13 I 1999

SUMMARY

Variability of *Larix olgensis* anatomical features along the trunk radius is studies on 5 model trees taken from different area points. New details and more specific information about *L. olgensis* wood anatomy are given.

УДК 633.2/.3 : 581.1 Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 12

© И. М. Ермакова, Н. С. Суторкина

МОНИТОРИНГ ЛУГОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ПОЙМЕ РЕКИ УГРЫ

I. M. ERMAKOVA, N. S. SUGORKINA. MEADOW VEGETATION MONITORING IN UGRA RIVER FLOODPLAIN

Проанализированы результаты тридцатилетнего мониторинга луговой растительности в Калужской обл. Выявлены 3 типа изменений: флюктуационные, краткосрочные сукцессионные и долгосрочные сукцессионные. Первые наиболее широко распространены на этих пойменных лугах, вторые встречаются при перевыпасе, стоговании примерно на 1 % площади изучаемых лугов, третьи требуют длительного изучения. Наибольшее влияние на все изменения оказывает антропогенный фактор. Для познания механизмов происходящих изменений необходимы популяционные исследования.

Ключевые слова: луговая растительность, мониторинг.

Растительность пойменных лугов изменяется под влиянием климатических, экологических и антропогенных факторов. Слежение за состоянием растительности лугов можно разделить на мониторинг луговых ценозов и мониторинг слагающих их популяций. Первый осуществляется путем ежегодных или проводимых через ряд лет серий геоботанических описаний и взятия укосов в исследуемых ценозах с последующим их сравнением (Овеснов, 1964; Зайкова, 1972; Куркин, 1976, 1993; Егорова, 1981), а также экспресс-методом по изменению участия в травостое видов-индикаторов, с помощью балловых шкал (Ермакова, Суторкина, 1991а, 1994а; Суторкина, Ермакова, 1994).

Мониторинг популяций всех или отдельных видов проводится 3 методами: 1) на временных площадках, закладываемых ежегодно или через ряд лет в одном ценозе (Жукова, 1967, 1987; Ермакова, 1972, 1989, 1994; Ермакова, Суторкина, 1985, и др.); 2) на постоянных площадках или трансектах, разделенных на площадки, где ежегодно или несколько раз за сезон проводятся наблюдения за нефиксированными особями (Ермакова, 1994); 3) на постоянных площадках, трансектах, участках, где наблюдения осуществляются за фиксированными особями (Работнов, 1950; Курченко, 1974, 1985; Курченко и др., 1976; Ермакова, Суторкина, 1985; Жукова и др., 1985; Заугольнова, 1985; Жукова, 1987; Ермакова, 1989, 1994, и др.).

Целью данной работы являлся анализ результатов 30-летнего мониторинга луговой растительности в Калужской обл.

Материал и методика

Работа проводилась на Залидовских лугах Дворцовского расширения поймы р. Угры (приток р. Оки), в Дзержинском р-не Калужской обл. В наиболее широком месте на правом берегу реки пойменные луга имеют протяженность до 8 км. Земля принадлежит 5 хозяйствам, большая часть (200 га) относится к АО «Правда». Эта территория включает прирусловую и центральную части поймы.

Особая ценность Залидовских лугов состоит в том, что это один из немногих сохранившихся крупных массивов естественных пойменных лугов средней полосы европейской части России. По словам старожилов, эти земли не распахивались. Луга объявлены в 1990 г. памятником природы местного значения, а с 1997 г. входят в состав национального парка «Угра». Прирусловая пойма всегда использовалась как сенокос-пастбище, центральная пойма до 1980 г. была одно-двухукосным угодьем, с 1980 г. использование этой части поймы изменили на сенокосно-пастбищное.

Изучение растительности Залидовских лугов начато луговой группой Проблемной биологической лаборатории Московского педагогического государственного университета под руководством Ю. Б. Королева в 1965 г. Луговая растительность всего Дворцовского пойменного расширения была тщательно изучена и закартирована в 1965 и 1966 гг. С тех пор ежегодно на Залидовских лугах авторами статьи проводятся геоботанические описания модельных участков, время от времени берутся укосы и

изучаются ценопопуляции ряда видов на временных и постоянных площадках. В 1994 и 1995 гг. повторно проведены сплошные геоботанические описания Залидовских лугов в пределах территории АО «Правда» в контурах выделов, ранее отмеченных на карте.

Мониторинг ценозов осуществлялся нами традиционными методами, путем повторного ежегодного проведения геоботанических описаний и укосов. При этом учитывались видовая насыщенность, число видов по хозяйственным группам, высота травостоя, общее проективное покрытие, урожай и участие в нем видов по хозяйственным группам и отдельных видов, изменение состава и числа доминантов, участие сорных и нежелательных видов, роль эксплерентов. Для быстрого и легкого определения состояния луга нами разработан экспресс-метод, который основан на том, что интенсивная эксплуатация лугов приводит к снижению сомкнутости травостоя. Это влечет за собой внедрение или увеличение обилия видов с эксплерентными свойствами. Нами были выбраны виды, определенным образом реагирующие на те или иные нарушения, и разработаны балловые шкалы, отражающие эти изменения для 2 видов — *Taraxacum officinale* Wigg. и *Rhinanthus minor* L. Были использованы такие показатели, как обилие, определенное по шкале Друде с уточнениями А. А. Уранова (1964), покрытие, плотность особей. С помощью балловых шкал ежегодно начиная с 1988 г. проводилась экспресс-оценка состояния лугов. Принципы подбора видов, методика разработки балловой шкалы, сами шкалы, результаты оценки состояния луга и интерпретация полученных данных были опубликованы ранее (Ермакова, 1996; Ермакова, Сугоркина, 1991а, 1994а, б; Сугоркина, Ермакова, 1994).

Использование 2 методов — традиционного (проведение геоботанических описаний) и экспресс-метода — дало возможность провести анализ изменения состояния лугов.

Результаты и обсуждение

По данным 1965 и 1966 гг., травостой был образован большим количеством видов (до 60 видов на 100 м²). В центральной пойме среднего уровня преобладали настоящие мезофитные луга, большей частью луговоовсяничники. В центральной пойме высокого уровня господствовали слабо остепненные луга с преобладанием красноовсяничников и настоящие мезофитные луга, представленные в основном луговоовсяничниками. В прирусловой пойме среднего уровня также господствовали луговоовсяничники, а на участках высокого уровня — мятликовые луга. Луга были сильно засорены *Bunias orientalis* L. Урожай сена составлял в прирусловой пойме более 20, в центральной пойме — 30—40 ц/га.

В настоящее время на 100 м² встречается 30—40 видов растений, урожай остается достаточно высоким — 25—50 ц/га. За 30 лет произошло уменьшение видового разнообразия на 20—30 видов, хотя урожай на некоторых участках даже возрос. Сравнение доминантов в выделенных типах растительности в 1965 и 1966 гг. и в последние годы, спустя 30 лет, показало, что некоторые виды сохранили свое положение, другие виды перестали быть доминантами (табл. 1, 2), а некоторые совсем исчезли. В центральной пойме высокого уровня перестала быть доминантом *Festuca rubra* L., в прирусловой пойме — *Poa pratensis* L. Эти виды стали вообще редкими. За годы наблюдений уменьшилось различие между участками, отнесенными в 1965 и 1966 гг. по флористическому составу и доминантам к разным типам растительности.

В результате мониторинга выявлено, что на исследуемых лугах наиболее выражено влияние антропогенных факторов. Такие из них, как перевыпас в прирусловой пойме и установка стогов на длительный срок в прирусловой и центральной поймах приводят к сукцессионным изменениям растительности. Другие факторы — смена характера хозяйственного использования, сроки покосов, внесение удобрений — способствуют флюктуационным изменениям.

Сукцессионные изменения растительности выражаются в выпадении ряда видов и внедрении других, смене доминантов, что связано с изменением жизненности

ТАБЛИЦА 1

Изменение состава доминантов на участке II (центральная пойма)

Вид-доминант	Годы наблюдений
Alopecurus pratensis	1974, 1981, 1983, 1985, 1991, 1994, 1995
Bromopsis inermis	1972, 1975—1984, 1993
Bunias orientalis	1983—1995
Campanula glomerata	1974
Dactylis glomerata	1980, 1983, 1990
Elytrigia repens	1981
Festuca pratensis	1967, 1975, 1982, 1984—1995
F. rubra	1969—1978, 1985
Galium mollugo	1976
G. verum	1985
Geranium pratense	1976, 1988—1990, 1992—1995
Glechoma hederacea	1974, 1988
Heracleum sibiricum	1978, 1989
Lysimachia nummularia	1983, 1985, 1986, 1988
Medicago falcata	1967
Phleum pratense	1982, 1983, 1989, 1990, 1992, 1995
Poa angustifolia	1967, 1969, 1972, 1979, 1980, 1984, 1993—1995
P. pratensis	1974—1978
P. trivialis	1991, 1992
Rhinanthus minor	1986—1988
Taraxacum officinale	1975, 1985, 1987, 1990—1992, 1994
Veronica chamaedrys	1975

особей, численности и возрастного состава популяций видов, их обилия и покрытия. Так, на месте бывших стогов (стоговинах), занимающих до 0.5 % всей площади лугов, после установки и снятия стога происходит, как правило, катастрофическое изменение растительности: выпадает 25—50 % видов; растения оставшихся видов в большинстве своем оказываются подавленными, вегетирующими; внедряются виды, не свойственные данному участку или флоре этих лугов (Ермакова, Сугоркина, 1991б, 1993).

Сразу после снятия стога отмечается обеднение флористического состава травостоя, снижение проективного покрытия, по сравнению со смежными участками. Так, выпадают из злаков: *Festuca rubra, Poa pratensis* и *P. angustifolia* L., *Agrostis gigantea* Roth.; из бобовых: *Lathyrus pratensis* L., *Medicago falcata* L., *Vicia cracca* L.; из разнотравья: *Centaurea jacea* L., *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Ranunculus polyanthemus* L., *Stellaria graminea* L. и др. Наряду с этим увеличивается численность, обилие, покрытие, участие в урожае таких сорных видов, как *Carduus crispus* L., *Bunias orientalis*. Незначительная часть видов, обычных для данных лугов, хорошо отрастает на местах стогов, жизненное состояние их особей улучшается по сравнению с растениями на смежных участках (*Alopecurus pratensis* L., *Geranium pratense* L., *Heracleum sibiricum* L.); часть видов снижает жизненность (*Festuca pratensis* Huds., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Campanula glomerata* L. и др.). На освободившиеся после выпадения растений места происходит инвазия *Carduus crispus, Bunias orientalis, Taraxacum officinale*; возможна инвазия злаков: *Festuca pratensis, Phleum pratense, Bromopsis inermis, Poa angustifolia*. В последующие годы наблюдается вторая волна инвазии в основном сорных растений с эксплерентными чертами поведения: *Carduus crispus, Bunias orientalis, Taraxacum officinale*; из злаков могут появиться всходы *Poa annua* L. и *P. trivialis* L., *Bromopsis inermis, Festuca pratensis, Dactylis glomerata* L. Некоторые из сорных видов, например

ТАБЛИЦА 2

Изменение состава доминантов на участке III (прирусловая пойма)

Вид-доминант	Годы наблюдений
Bunias orientalis	1986 1982, 1984, 1988, 1989
Carum carvi	1976
Dactylis glomerata	1972, 1978—1981
Equisetum arvense	1974
Festuca pratensis	1965, 1969—1983, 1985—1995
F. rubra	1975—1980, 1982—1985, 1988, 1991
Galium mollugo	1980, 1982, 1985—1987
Glechoma hederacea	1988
Heracleum sibiricum	1975—1979, 1981—1984, 1988
Lysimachia nummularia	1984, 1986, 1987
Phleum pratense	1983, 1986, 1987, 1989, 1990, 1992—1995
Poa angustifolia	1972, 1979, 1993, 1994
P. pratensis	1974, 1976, 1984
Rhinanthus minor	1978, 1987, 1988, 1994, 1995
Taraxacum officinale	1972—1989, 1991, 1993—1995
Trifolium pratense	1988, 1989, 1991
Vicia cracca	1978, 1981, 1985, 1987

чертополох курчавый, были занесены на эти луга в последние 20 лет, другие были издавна, но не на всех участках или присутствовали в небольших количествах. На освободившиеся из-под стогов места попадают семена не только тех видов, которые росли на данном участке, но и тех, что были собраны в стога со значительной площади, а также занесенные скотом, ветром, полой водой (*Carduus crispus, Rhinanthus minor* попали на эти луга с другой стороны реки). На стоговине они в массе прорастают, разрастаются в первые 1—2 года после снятия стога и приносят большое количество семян, которые распространяются на соседние нарушенные техникой при установке стога участки. Внедрившиеся после снятия стогов сорные виды постепенно распространяются на смежные участки луга, дернина которых нарушена. В результате к настоящему времени большие участки луга заняты *Carduus crispus, Heracleum sibiricum, Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Geranium pratense* и трудно отличимы от мест бывших стогов.

Исследования показали, что демутационные процессы, начинающиеся сразу после снятия стога, за 4—10 лет приводят к восстановлению растительности и слиянию стоговины с окружающими лугами, но за это время внедрившиеся сорные виды проникают и распространяются на окружающей территории, так что растительность стоговины и смежных участков после их слияния оказывается измененной по сравнению с изначальной и пополняется растениями сорных видов: *Carduus crispus, Geranium pratense, Anthriscus sylvestris, Heracleum sibiricum, Chaerophyllum prescottii* DC., *Rumex confertus* Willd., *R. crispus* L., *Arctium tomentosum* Mill. и др.

При перевыпасе, на местах прогона скота происходит изменение флористического состава: выпадают 10 видов (*Euphorbia semivillosa* Prokh., *Veronica chamaedrys* L., *Lysimachia nummularia* L., *Stellaria graminea* L., *Polygala comosa* Schkuhr., *Knautia arvensis* L., *Anthriscus sylvestris, Leucanthemum vulgare* Lam., *Rhinanthus minor, Cerastium holosteoides* Fries.), внедряются *Polygonum aviculare* L. и *Poa annua*, увеличивается участие эксплерентных видов. Происходит смена доминантов, уменьшение их числа вплоть до одного (*Polygonum aviculare*) на местах прогона скота. Уменьшается высота и покрытие травостоя. На популяционном уровне изменяются численность и возрастной состав, жизненность популяций и особей как местных видов, так и внедрившихся: у первых снижается численность и жизненность популя-

ций, они становятся неполночленными, у вторых происходят противоположные процессы (Ермакова, 1996).

Флюктуационные изменения, наиболее характерные для изучаемых лугов, заключаются в обратимых изменениях численности, жизненности особей и популяций (Ермакова, Сугоркина, 1985), что приводит к постоянной динамике их обилия и покрытия, смене доминантов, но основной список видов остается неизменным.

Резкие изменения характера хозяйственного использования приводят к сукцессионно-флюктуационным изменениям, когда на фоне колебательных изменений постепенно вырисовываются однонаправленные. Так, введение с 1980 г. в центральной пойме сенокосно-пастбищного использования вместо сенокосного постепенно привело к снижению флористического богатства до 30—40 видов растений на 100 м². Беспорядочная пастьба весной и после покоса вызвала нарушение дернины, вследствие чего уменьшилась сомкнутость сообществ, что привело к внедрению чуждых видов. Широко распространились *Rumex confertus, Arctium tomentosum*. На отдельных участках поймы в некоторые годы вошел в состав доминантов *Rhinanthus minor*, ранее здесь не встречавшийся. Увеличили обилие мало поедаемые виды: *Geranium pratense, Heracleum sibiricum, Anthriscus sylvestris*. Уменьшилось обилие низовых злаков (*Festuca rubra, Poa pratensis, P. angustifolia*) и некоторых представителей разнотравья (*Lysimachia nummularia, Glechoma hederacea* L., *Polygala comosa, Leucanthemum vulgare, Dianthus fischeri* Spreng. и др.), снизилось количество *Medicago falcata*.

Такие изменения мы наблюдали на участке II, выбранном для мониторинга в центральной пойме на вершине гривы высокого уровня. Почвы здесь луговые, дерновые, суглинистые. Участок до 1980 г. использовался как сенокосный, после — как сенокосно-пастбищный. Изменение числа видов на 100 м² и числа их по хозяйственным группам с 1965 по 1995 г. носило сукцессивно-флюктуационный характер с тенденцией уменьшения числа видов с 65 в 1967 г. до 37 в 1994 г. (рис. 1). При этом в среднем за годы наблюдений до 1980 г. на учетную площадь приходилось 47.9 видов. После 1980 г. флористическое богатство снизилось и составило 39.0 видов в среднем на учетную площадь.

Флюктуационные колебания числа видов в течение 1967—1994 гг. связаны с климатическими особенностями, наличием или отсутствием паводков. Так, в сухой 1972 г. наблюдалось уменьшение видового разнообразия, во влажный 1974 г. — увеличение. В 1967 г., когда паводок был высоким и длительным, отмечено максимальное флористическое богатство. Увеличение числа видов на учетную площадь наблюдалось и в 1994 г., когда разлив произошел после 8 беспаводковых лет. Однако возрастание видового разнообразия сопровождало не все разливы реки; так, в 1979 г. увеличения числа видов на участке II не замечено.

Смена режима использования на этом участке не вызвала уменьшения высоты травостоя. Так, с 1980 г. (момента введения сенокосно-пастбищного использования) средняя высота основной массы травостоя в год возросла с 52 до 64 см, генеративных побегов — с 84 до 121 см. Это связано, по-видимому, с внесением удобрений в эти годы. Урожай на участке II, как и на других участках, изменялся флюктуационно: возрастая в год половодья или на следующий год. Высота генеративных органов, основной массы травостоя, общее покрытие все годы колебались. Флюктуационно изменялись такие экологические показатели, как увлажнение и богатство почвы (рис. 1), определенные по шкалам Раменского (Раменский и др., 1956).

Флюктуационный характер динамических процессов оказывается основным типом изменений растительности данных лугов, охватывающим большую часть площади.

Кроме сукцессионных и флюктуационных изменений, связанных с антропогенными воздействиями, на данных лугах происходят процессы не столь явные, связанные с изменением природных условий, главным образом с изменением поемности лугов.

В последние годы разливы р. Угры стали происходить реже, они менее продолжительные и менее сильные, часто заливаются только пониженные местообитания.

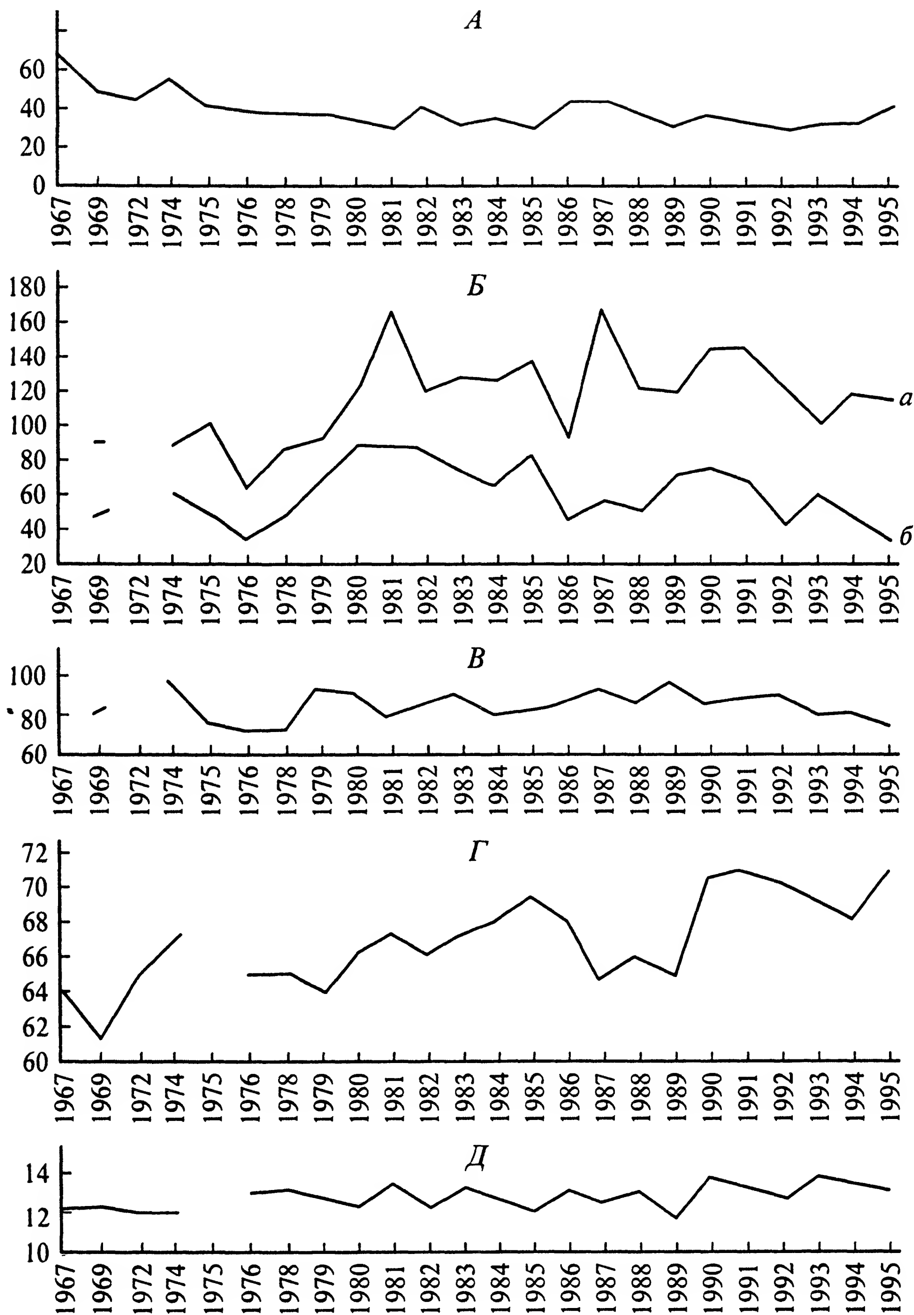


Рис. 1. Изменение некоторых экологических факторов и ценотических показателей на участке II за 28 лет.

По осям ординат: *А* — число видов на учетную площадь, *Б* — высота генеративных побегов (*а*) и основной массы травостоя (*б*), см; *В* — общее проективное покрытие, %; *Г* — увлажнение; *Д* — богатство почвы, балл (по экологическим шкалам). По осям абсцисс — годы наблюдений.

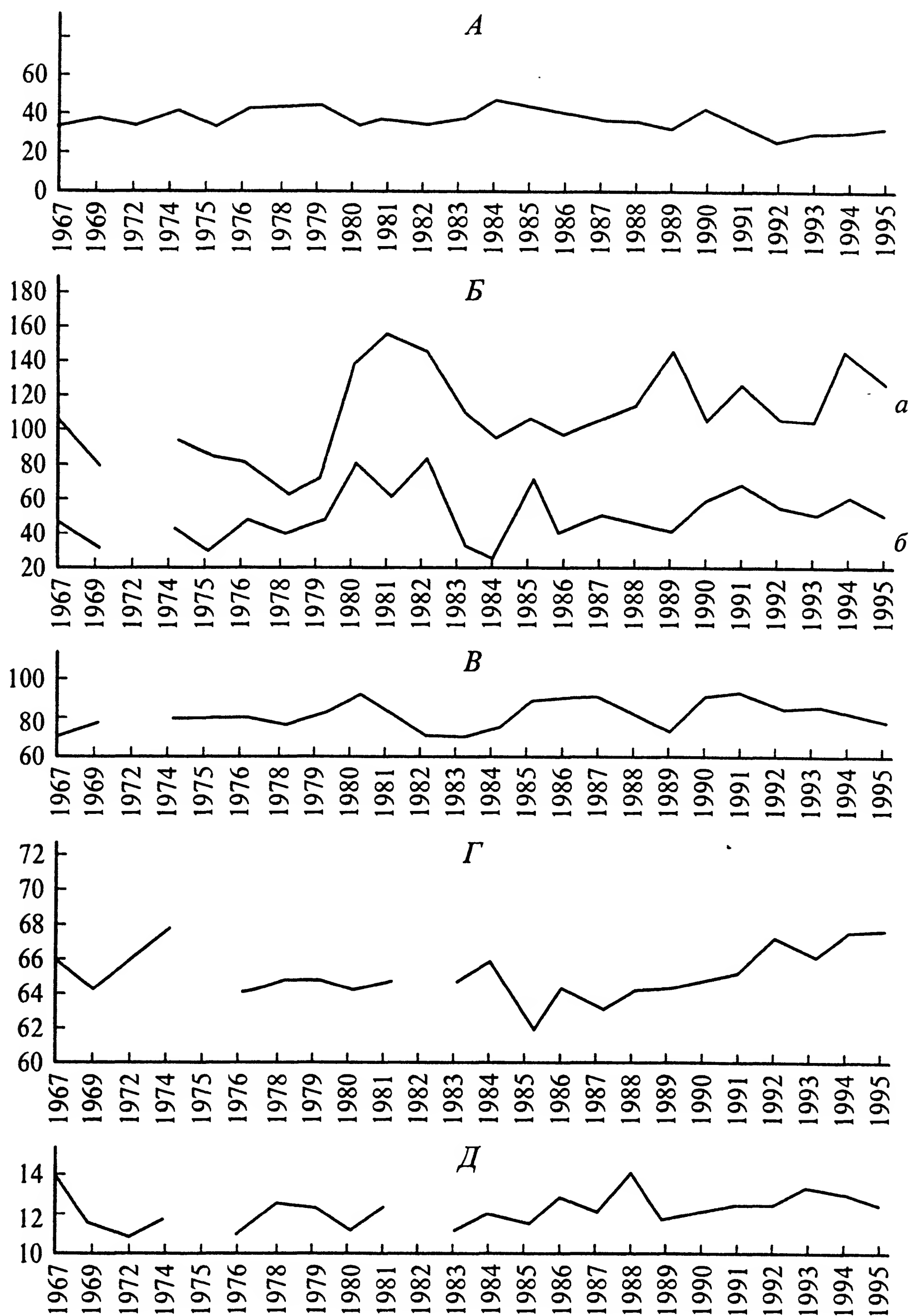


Рис. 2. Изменение некоторых экологических и ценотических показателей на участке III за 30 лет. Обозначения те же, что и на рис. 1.

За 30 лет Угра разливалась 9 раз: в 1966, 1967, 1970, 1979, 1980, 1986, 1988, 1990 и 1994 гг., из них 4 раза — слабо. Наиболее длительные разливы наблюдали в 1966 и 1967 гг. — 10 дней, в 1970 г. — 13 дней, в 1979 и 1980 гг. вода по гривам только прокатилась, а в 1988 и 1990 гг. были залиты только понижения.

Уменьшение поемности наряду с другими факторами, о которых шла речь выше, привело к обеднению луговой флоры, изменению состава доминантов, распространению таких новых сорных видов, как *Carduus crispus, Arctium tomentosum, Rumex confertus* и др. Резко возросло распространение *Geranium pratense, Heracleum sibiricum.*

Вычленить влияние природных и антропогенных факторов очень сложно, они усиливают друг друга. Однако если сравнивать изменения, происходившие на участках, где менялся характер использования (приведенный выше пример, участок II), и участках, использование которых не менялось (не было перевыпаса и т. п.), то можно прийти к некоторым заключениям. Примером такого стабильного по характеру использования участка является участок III, расположенный на гриве высокого уровня в прирусловой пойме, где во все годы наблюдений было смешанное использование.

Общее число видов и число видов по хозяйственным группам менялось по годам, то возрастая после паводков, то снижаясь в сухие годы; общего падения, которое наблюдалось на участке II, здесь не было (рис. 2). Однако и здесь среднее число видов на 100 м^2 до 1980 г. составляло 38.8 и уменьшилось после до 36.0, т. е. произошло некоторое уменьшение видового разнообразия, но меньшее, чем на местах, где происходила смена хозяйственного использования. Это изменение, по-видимому, нужно отнести за счет изменений погодно-климатических условий.

На II и III участках было изучено влияние факторов среды, в том числе состояния растительности, на популяции некоторых видов (Ермакова, Суторкина, 1985; Ермакова, 1995). Оказалось, что на *Festuca pratensis*, являющуюся здесь одним из главных задернителей, доминантом, наибольшее воздействие оказывает характер хозяйственного использования участков. Погодичная динамика популяций этого вида заключается в флюктуационном изменении плотности, жизненности, возрастности и возрастного состава. Эти показатели оказались значительно более изменчивыми при смешанном режиме использования на III участке, чем на II участке до 1980 г. при сенокосном использовании; но их изменчивость увеличилась после смены режима использования на смешанный. У *Taraxacum officinale*, часто выступающего на этих участках в роли доминанта (табл. 1, 2), и других видов с эксплерентно-патиентными свойствами поведения (*Heracleum sibiricum, Carum carvi* L.) влияние экологических факторов происходит опосредованно, через изменение ценотической обстановки. Изменение популяций всех видов в свою очередь сказывается на состоянии растительности ценозов, если они играют в них значительную роль.

Заключение

В результате проведения многолетнего мониторинга растительности Залидовских лугов выявлены 3 типа изменений: флюктуационные, краткосрочные сукцессионные и долгосрочные сукцессионные. Первые наиболее широко распространены на этих пойменных лугах; вторые встречаются при перевыпасе, стоговании и наблюдаются на небольшой территории (примерно на 1 % площади изучаемых лугов); третьи, не столь заметные, трудно уловимые и не отличимые от первых двух, требуют больших сроков для изучения.

Наибольшее влияние на все изменения, особенно на первые два, оказывает антропогенный фактор. Погодные условия часто действуют по-разному на разных участках, т. е. влияние их бывает как прямое, так и опосредованное, через изменение взаимоотношений внутри ценозов.

Для глубокой оценки состояния ценозов необходимо проводить мониторинг путем ежегодного или через ряд лет геоботанического описания луга. Для быстрой

оценки состояния луговых ценозов можно использовать сведения по состоянию популяций видов-индикаторов на всей площади. Для познания механизмов происходящих изменений необходимы популяционные исследования.

Работа выполнена при поддержке программы «Биологическое разнообразие» и программы «Интеграция», тема № 439.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Егорова В. Н. Влияние эколого-антропогенных факторов на флористический состав пойменных лугов р. Оки // Раст. ресурсы. 1981. Т. 17. Вып. 2. С. 257—263.

Ермакова И. М. Онтогенез и возрастной состав популяций луговой овсяницы (*Festuca pratensis* Huds.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1972. 15 с.

Ермакова И. М. Поведение вида в широком диапазоне условий (на примере овсяницы луговой) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 2. С. 113—130.

Ермакова И. М. Поведение кровохлебки лекарственной на лугу и в посеве // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 1. С. 88—99.

Ермакова И. М. Влияние факторов среды на динамику популяций некоторых луговых растений // Экология популяций: структура и динамика. М., 1995. Ч. 2. С. 520—530.

Ермакова И. М. Влияние выпаса на луговую растительность // Экология и охрана окружающей среды. Владимир, 1996. С. 166—168.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Динамичность и устойчивость видовых ценопопуляций на естественных лугах Калужской области // Динамика ценопопуляций растений. М., 1985. С. 65—82.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Экспресс-оценка засоренности лугов популяционными методами // Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы. Йошкар-Ола, 1991а. С. 105—106.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Популяционные аспекты сукцессивных изменений растительности под влиянием стогования // Там же. 1991б. С. 106—107.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Сукцессивные процессы на пойменных лугах при стоговании // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 5. С. 88—99.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Метод экспресс-оценки состояния луговых сообществ // Фундаментальная и методическая подготовка будущего специалиста по экологии и охране природы. Орел, 1994а. Ч. 1. С. 178—179.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Мониторинг популяций и ценозов пойменных лугов // Там же. 1994б. С. 88—89.

Жукова Л. А. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого на Окских лугах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1967. 19 с.

Жукова Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1987. 32 с.

Жукова Л. А., Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. и др. Динамика ценопопуляций некоторых луговых растений на фоне сукцессивных изменений фитоценозов под влиянием резкой смены антропогенных воздействий // Динамика ценопопуляций растений. М., 1985. С. 82—92.

Зайкова В. А. Использование метода среднего расстояния между ценозами для анализа разногодичной изменчивости лугов Карелии // Применение количественных методов при сравнении структуры фитоценозов. М., 1972. С. 84—89.

Заугольнова Л. Б. Оценка степени динамичности ценопопуляций растений в пределах одного фитоценоза // Динамика ценопопуляций растений. М., 1985. С. 45—62.

Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М., 1976. 284 с.

Куркин К. А. Опыт мониторинга пойменных лугов: анализ динамики видов и синузий фитоценозов долгопоемного луга в ходе антропогенной сукцессии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 4. С. 66—82.

Курченко Е. И. Онтогенез и разногодичная изменчивость состава популяций тонкой полевицы // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М., 1974. С. 70—87.

Курченко Е. И. Динамика ценопопуляций и микроэволюционный процесс (на примере полевиц *Agrostis* L.) // Динамика ценопопуляций растений. М., 1985. С. 174—186.

Курченко Е. И., В. Н. Егорова, И. М. Ермакова, А. Р. Матвеев. Особенности структуры ценопопуляций рыхлокустовых злаков // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 130—146.

Овеснов А. М. Пятнадцатилетние наблюдения за изменением растительности материкового луга // Изв. естеств.-науч. ин-та при Пермском гос. ун-те им. Горького. 1964. Т. 14. Вып. 7. С. 41—56.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. 1950. Сер. 3. Вып. 6. С. 7—204.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Сугоркина Н. С., Ермакова И. М. Оценка влияния погремка малого на растительность и урожай пойменного луга // С.-х. биология. Сер. биол. животн. 1994. № 4. С. 96—100.

Уранов А. А. Наблюдения на летней практике по ботанике. М., 1964. 214 с.

Московский педагогический государственный университет

Получено 16 X 1998

SUMMARY

The results of 30 years of meadow plants monitoring in Kaluga district are analysed. Three types of vegetation dynamics are revealed: fluctuation, short-term succession and long-term succession. Fluctuation is widely spread on the water-meadows; short-term succession is found in pasture, hay-stacking and is observed on rather small territories (about 1 % of meadow area); long-term succession is not evident, did not differ from the first two types and need more time for examination. Anthropogenic factor has the greatest influence on vegetation dynamics types, especially on first two ones. To reveal the mechanisms of vegetation dynamics the population investigations are required.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 581.526.323.3 : 582.232(265.5)

© Р. Н. Белякова

КОНСПЕКТ ФЛОРЫ *CYANOPHYTA* БЕНТОСА ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ. 3. *OSCILLATORIALES*

R. N. BELJAKOVA. SYNOPSIS OF THE BENTHIC *CYANOPHYTA* FLORA OF THE RUSSIAN FAR-EASTERN SEAS. 3. *OSCILLATORIALES*

Составлен конспект флоры порядка *Oscillatoriales* российского побережья дальневосточных морей в виде аннотированного списка 93 видов. Предложена новая комбинация *Pseudoscytonema corynoideum* comb. nov. (=*Plectonema corynoideum*). 11 видов указываются впервые для флоры России, 16 — для дальневосточных морей. Впервые приведены данные о флоре северо-западной части Японского моря (исключая залив Петра Великого), Охотского моря, о-ва Сахалин, Курильских и Малых Курильских о-вов.

Ключевые слова: конспект флоры, *Cyanophyta, Oscillatoriales*, дальневосточные моря, бентос.

Настоящая статья является третьей в серии работ, посвященных результатам инвентаризации и критического изучения систематики синезеленых водорослей российского побережья дальневосточных морей. Она содержит наиболее полные сведения о таксономическом разнообразии водорослей порядка *Oscillatoriales*. В ней также обобщена вся имеющаяся информация об особенностях местообитаний и распространении видов, полученная на основании обработки около 1500 проб и изучения немногочисленных литературных данных, обзор которых представлен ранее (Белякова, 2000а). 2 предыдущие публикации (Белякова, 2000а, б) касались флоры порядка *Chroococcales*.

Аннотированный список включает 93 вида. 11 видов (отмечены **) впервые зарегистрированы для флоры России, 16 (отмечены *) — для дальневосточных морей. В аннотациях приводятся синонимика, отражающая таксономические взгляды автора, оригинальные данные по местообитаниям, встречаемости, обилию и местонахождениям видов в районе исследования.

Объем и классификация порядка, а также концепция ряда родов даются в соответствии с системой K. Anagnostidis и J. Komárek (1988). Роды в семействах и подсемействах и виды в родах расположены по алфавиту.

CYANOPHYTA

Oscillatoriales

Borziaceae Borzi

Yonedaella lithophila (Ercegović) Umezaki, 1962 : 204; Белякова, 1987 : 6, 1988а : 4, 1988б : 22; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18. — *Isocystis lithophila* Ercegović, 1932 : 160, pl. 7, fig. 4; Белякова, 1975 : 95; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18. — *Sphaeronema lithophila* (Ercegović) Umezaki, 1961 : 31, pl. 10, fig. 11.

В верхнем, изредка в среднем горизонтах литорали вместе с синезелеными и зелеными водорослями на камнях, скалах, известковых домиках усоногих ракообразных и гидротехнических сооружениях на открытых и полузакрытых участках побережья. На прибойных входных мысах бухт поднимается в супралитораль, где нередко развивается в массе на каменистых стенках ванн и в расщелинах. В неприбойных

удаленных от моря закрытых бухтах второго порядка и в ваннах сублиторального типа встречается как эпифит на высших водорослях. Один из обычных, часто и в заметном количестве встречающихся видов флоры. В северной части ареала обилие снижается.

Дальневосточные моря: повсеместно, от залива Петра Великого Японского моря до Анадырского залива Берингова моря, в том числе на о-ве Сахалин (западное и восточное побережья), Курильских и Малых Курильских (о-в Полонского) о-вах.

Pseudanabaenaceae Anagnostidis et Komárek

Pseudanabaenoideae Anagnostidis et Komárek

Pseudanabaena galeata Böcher, 1949 : 13, fig. 4 b—g; Белякова, 1988б : 26.

На дне мелководного опресненного озерка, потерявшего связь с морем. Встречен однажды, в незаметном количестве.

Берингово море: Анадырский залив.

P. limnetica (Lemmermann) Komárek, 1974 : 170. — *Oscillatoria limnetica* Lemmermann, 1900 : 310; Белякова, 1975 : 95; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

В верхнем горизонте слабоприбойной литорали на валунах в условиях опреснения и заиления. Встречен однажды, единично.

Японское море: залив Петра Великого.

Limnotrichoideae Anagnostidis et Komárek

Jaaginema pseudogeminata (Schmid) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 396. — *Oscillatoria pseudogeminata* Schmid, 1914 : 124, fig. 1; Белякова, 1975 : 96, 1978 : 79; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

На слабоприбойной литорали на заиленном грунте в кутах бухт в местах впадения речек и канализационных стоков. Редкий вид, встречающийся большей частью в небольшом количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Берингово море: Олюторский залив.

* *Limnothrix planctonica* (Woloszynska) Meffert, 1988 : 270. — *Oscillatoria planctonica* Woloszynska, 1911 : 530.

В куту бухты на заиленном песке у стока вод запруды в верхнем горизонте литорали. Единично.

Японское море: залив Петра Великого.

Leptolyngbyoideae Anagnostidis et Komárek

Geitlerinema amphibium (C. Agardh ex Gomont) Anagnostidis, 1989 : 38. — *Oscillatoria amphibia* C. Agardh ex Gomont, 1892 : 221—222, pl. 7, fig. 4—5; Белякова, 1975 : 95, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17. — *Phormidium amphibium* (C. Agardh ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 404.

В устьях рек на заиленном грунте в защищенных от прибоя кутовых участках бухт. Редкий вид, встречающийся в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

Leibleinia epiphytica (Hieronymus) Compère, 1985 : 487. — *Lyngbya epiphytica* Hieronymus in Kirchner, 1900 : 67; Белякова, 1987 : 6, 1988б : 19; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

Эпифит. Преимущественно на зеленых и синезеленых водорослях в верхнем, иногда среднем горизонтах умеренно- и слабоприбойной литорали, на входных мысах и в вершинах бухт, в ваннах сублиторального типа. В условиях сильного опреснения

(вблизи устьев рек) опускается в нижний горизонт литорали и, как исключение, в верхнюю сублитораль до глубины 2—3 м. Встречается спорадически, как правило в незаметном количестве. На хорошо прогреваемых слабоприбойных побережьях достигает значительного обилия.

Японское море: залив Петра Великого, среднее Приморье, Татарский пролив; Охотское море: Тауйская губа; Берингово море: Анадырский залив; Курильские о-ва: о-в Кунашир.

L. gracilis Meneghini, 1844 : 304. — *Lyngbya gracilis* (Meneghini) Rabenhorst ex Gomont, 1892 : 124—125, pl. 2, fig. 20; Белякова, 1978 : 79.

Преимущественно в сублиторали на глубине 3.5—4.5 м среди высших водорослей, морских трав и гидроидов, в кутах бухт и на открытых побережьях. Обнаружен также в ванне верхнего горизонта умереннoприбойной литорали на Littorina. Редкий вид, не дающий заметного развития.

Японское море: залив Петра Великого; Охотское море: Тауйская губа; Берингово море: Олюторский залив.

L. willei (Setchell et Gardner) P. Silva in Silva et al., 1996 : 61. — *L. nordgaardii* (Wille) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 395. — *Lyngbya willei* Setchell et Gardner in Gardner, 1918 : 468. — *L. nordgaardii* Wille, 1919 : 32; Белякова, 1975 : 96, 1987 : 6, 1988б : 21; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

На литорали и в супралиторали, изредка в сублиторали на глубине до 1.5 м на зеленых, реже красных, бурых и синезеленых водорослях, морских травах на открытых и полузакрытых побережьях при различной прибойности, в чистых и загрязненных местообитаниях, при нормальной и пониженной солености воды. Встречается очень часто, в заметном количестве. Один из ведущих видов северо-западной части Берингова моря (Анадырский залив). Менее обилен в юго-западной части Берингова моря (Олюторский залив) и северной части Охотского моря (Тауйская губа). В Японском море встречается реже, с невысокими оценками обилия, наибольшего развития достигает осенью (октябрь—ноябрь).

Японское море: залив Петра Великого, среднее Приморье, Татарский пролив; Охотское море: Тауйская губа, Пенжинская губа; Берингово море: Олюторский и Анадырский заливы; о-в Сахалин (западное побережье); Курильские о-ва.

* *Leptolyngbya angustissima* (W. et G. S. West) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 390. — *Phormidium angustissimum* W. et G. S. West, 1897 : 298.

Среди фумарол на валунах в сублиторали на глубине 0.2—0.3 м, при температуре воды 25—35 °С. Единично.

Курильские о-ва: о-в Янкича.

L. battersii (Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 390. — *Plectonema battersii* Gomont, 1899 : 36; Белякова, 1975 : 96, 1978 : 79, 1981 : 45, 1987 : 6, 1988б : 22; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18. — *Spirocoleus battersii* (Gomont) P. Silva in Silva et al., 1996 : 62.

В верхнем и среднем, реже нижнем горизонтах умеренно- и слабоприбойной скалисто-глыбовой и галечно-валунной литорали на грунте, известковых домиках Chthamalus и Balanus, реже как эпифит на зеленых, красных и синезеленых водорослях, изредка в ваннах литорального и сублиторального типа и на экспериментальных пластинах из оргстекла. На открытых или слабо защищенных от прибоя берегах поднимается в супралитораль. В кутах бухт со слабым водообменом обнаружен в сублиторали на глубине от 0 до 10 м на гидроидах и в обрастании пластин. Встречается часто, преимущественно в незаметном количестве.

Дальневосточные моря: повсеместно, от залива Петра Великого Японского моря до бухты Провидения Берингова моря, в том числе на о-ве Сахалин (западное побережье), Курильских и Малых Курильских (о-в Полонского) о-вах.

L. calothrichoides (Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 391. — *Plectonema calothrichoides* Gomont, 1899 : 30, pl. 1, fig. 6—10; Белякова, 1975 : 96, 1981 : 45, 1987 : 6, 1988а : 5, 1988б : 23; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18.

В верхнем и среднем, изредка нижнем горизонтах литорали открытых и полузакрытых участков побережья на щебне, валунах, скалах, домиках Chthamalus и Balanus. На прибойных мысах поднимается в супралитораль. Обнаружен также в обрастании стационарных гидротехнических сооружений и судов прибрежного плавания до глубины 1 м. Часто и в заметном количестве встречается только в заливе Петра Великого Японского моря, севернее частота встречаемости и обилие снижаются.

Японское море: залив Петра Великого; Охотское море: Тауйская губа; Берингово море: Анадырский залив.

L. ectocarpii (Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 395. — *Phormidium ectocarpii* Gomont, 1899 : 37, pl. 1, fig. 13; Белякова, 1975 : 96, 1978 : 79, 1981 : 44, 1987 : 5, 1988б : 17; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

Преимущественно в верхнем горизонте умеренно- и слабоприбойной литорали на грунте (скалы, глыбы), водорослях (*Gloiopeltis, Fucus, Calothrix*) и раковинах моллюсков. На открытых побережьях поднимается в супралитораль. Изредка встречается в сублиторали на глубине от 0 до 5 м в обрастании экспериментальных пластин из оргстекла. Спорадически, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого, среднее Приморье, Татарский пролив; Берингово море: Олюторский и Анадырский заливы.

** *L. endolithica* (Ercegović) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 391. — *Plectonema endolithicum* Ercegović, 1932 : 159, tab. 7, fig. 6.

Эндолит. В известковых раковинах Chthamalus dalli и Littorina в верхнем горизонте умереннoприбойной скалистой и валунной литорали в глубине бухт, изредка в кутах в обрастании пирсов на уровне верхнего горизонта литорали и на входных мысах бухт в супралиторальных ваннах. Редкий вид, встречающийся единичными экземплярами.

Японское море: залив Петра Великого.

* *L. foveolarum* (Montagne ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 391. — *Phormidium foveolarum* (Montagne) Gomont, 1892 : 164—165, pl. 4, fig. 16.

Среди фумарол в сублиторали на глубине 0.2—0.3 м на валунах при температуре воды 25—35 °С. Найден однажды, в незаметном количестве.

Курильские о-ва: о-в Янкича.

L. fragilis (Meneghini ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 391. — *Phormidium fragile* (Meneghini) Gomont, 1892 : 163—164, pl. 4, fig. 13—15; Белякова, 1978 : 79. — *Spirocoleus fragilis* (Meneghini) P. Silva in Silva et al., 1996 : 62.

В верхнем и среднем горизонтах умеренно- и слабоприбойной литорали на заиленном грунте, в сублиторали на глубине 0.2—0.3 м среди фумарол. Встречается редко, большей частью в незаметном количестве. В массе отмечен в мелководных морских гидротермах о-ва Янкича.

Японское море: залив Петра Великого; Берингово море: Олюторский залив; Курильские о-ва: о-в Янкича.

L. frigida (Fritsch) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 391. *Phormidium frigidum* Fritsch, 1912 : 29, pl. 1, fig. 52; Белякова, 1978 : 79.

В верхнем и нижнем горизонтах умеренноприбойной валунной литорали на заиленном грунте вблизи устьев рек и ручьев. Редко встречающийся вид, не дающий заметного развития.

Охотское море: Тауйская губа; Берингово море: Олюторский залив.

L. golenkiniana (Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 391. — *Plectonema golenkinianum* Gomont, 1899 : 35, pl. 1, fig. 11; Белякова, 1978 : 79, 1981 : 45, 1987 : 6, 1988б : 23; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18.

В верхнем, реже среднем горизонтах умеренно- и слабоприбойной литорали и в супралиторали на грунте (скалы, глыбы, валуны, заиленный гравий), изредка на Chthamalus dalli. Отмечен также в обрастании экспериментальных пластин на глубине от 0 до 10 м. В Японском море встречается редко и в незаметном количестве, в Охотском и Беринговом морях — чаще, иногда в массе.

Японское море: залив Петра Великого; Охотское море: Тауйская губа; Берингово море: Олюторский и Анадырский заливы.

* *L. lurida* (Kützing ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 392. — *Phormidium luridum* (Kützing) Gomont, 1892 : 165—166, pl. 4, fig. 17, 18.

Среди фумарол в сублиторали на глубине 0.2—0.3 м при температуре воды 25—35 °С. Единично.

Курильские о-ва: о-в Янкича.

L. margaretheana (G. Schmid) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 392. — *Lyngbya margaretheana* G. Schmid, 1914 : 128, fig. 3, 4; Белякова, 1988б : 20.

На дне опресненного озерка, потерявшего связь с морем. В незаметном количестве.

Берингово море: Анадырский залив.

* *L. minuta* (Lindstedt) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 392. — *Phormidium minutum* Lindstedt, 1943 : 68, tab. 8, fig. 7, 8.

В верхнем горизонте умереннoприбойной литорали на скалах и валунах среди *Calothrix scopulorum*. Встречен однажды, единично.

Берингово море: Анадырский залив.

L. mucicola (Lemmermann) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 392. — *Lyngbya mucicola* Lemmermann, 1904 : 70; Белякова, 1988б : 21.

Эндофит. В слизи колоний *Rivularia coadunata*, растущих в лагуне на глубине 0.5 м и в озерке, на границе супралиторали и наземных условий. Редкий вид, не дающий заметного развития.

Берингово море: Анадырский залив.

L. norvegica (Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 392. — *Plectonema norvegicum* Gomont, 1899 : 34; Белякова, 1975 : 96, 1978 : 79, 1988б : 23; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18.

В верхнем, реже среднем горизонтах умеренно- и слабоприбойной литорали, изредка в супралиторали, на скалах, валунах, гальке и домиках Chthamalus dalli. Очень часто, в заметном количестве в Охотском и Беринговом морях. В Японском море — редко встречающийся и не дающий обилия вид.

Японское море: залив Петра Великого, Татарский пролив; Охотское море: Тауйская губа; Берингово море: Олюторский залив.

L. nostocorum (Bornet ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 392. — *Plectonema nostocorum* Bornet ex Gomont, 1892 : 102—103, pl. 1, fig. 11; Белякова, 1978 : 79, 1981 : 45, 1987 : 6; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18.

В верхнем горизонте умереннoприбойной литорали и в супралиторали в слизи синезеленых водорослей (*Nostoc, Lyngbya* и др.), в условиях опреснения (вблизи устьев рек и ручьев). Редко, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Берингово море: Олюторский залив.

L. perelegans (Lemmermann) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 392. — *Lyngbya perelegans* Lemmermann, 1899 : 355; Белякова, 1978 : 79.

В верхнем горизонте умеренно- и слабоприбойной литорали на заиленном грунте (валуны, песок) в кутах бухт вблизи устьев рек и ручьев. Редкий вид, не дающий заметного развития.

Берингово море: Олюторский залив.

* *L. perforans* (Geitler) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 392. — *Schizothrix perforans* Geitler, 1927—1928 : 446, Fig. 6.

Эндолит. В известковых раковинах Littorina в верхнем горизонте умереннoприбойной опресненной литорали в глубине бухт. Единично.

Японское море: залив Петра Великого.

L. rivulariarum (Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 392. — *Lyngbya rivulariarum* Gomont, 1892 : 148—149; Белякова, 1987 : 6; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

Эндофит. В слоевищах *Kyrtuthrix maculans* в верхнем горизонте литорали. Встречается редко, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

L. tenuis (Meneghini) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 393. — *Phormidium tenue* (Meneghini) Gomont, 1892 : 169, pl. 4, fig. 23—25; Белякова, 1988б : 18. — *Spirocoleus tenuis* (Meneghini) P. Silva in Silva et al., 1996 : 62.

В верхнем, реже среднем горизонтах умеренно- и слабоприбойной литорали на покрытых илом скалах и валунах, изредка в нижнем горизонте литорали на гравии, в условиях опреснения. Редко, в незаметном количестве.

Берингово море: Анадырский залив.

L. terebrans (Bornet et Flahault ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 393. — *Plectonema terebrans* Bornet et Flahault ex Gomont, 1892 : 103; Белякова, 1975 : 96, 1978 : 79, 1981 : 45, 1987 : 6; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18. — *Spirocoleus terebrans* (Bornet et Flahault) P. Silva in Silva et al., 1996 : 63.

Эндолит. В известковых домиках и раковинах животных (Chthamalus, Balanus, Littorina, Crassostrea, Spirorbis и др.), реже в хитиноидных покровах гидроидов. В супралиторали, литорали и в сублиторали до глубины 18 м на открытых и закрытых побережьях, в обрастании плавучих и стационарных гидротехнических сооружений, а также экспериментальных пластин, в чистой воде и в условиях органического и неорганического загрязнения. Выносит опреснение. Один из характерных видов флоры. Встречается очень часто. Массового развития достигает только в заливе Петра Великого, причем в наиболее теплые месяцы (август, сентябрь). В северных акваториях дает невысокое обилие.

Дальневосточные моря: повсеместно, от залива Петра Великого Японского моря до Олюторского залива Берингова моря, в том числе на о-ве Сахалин (западное и южное побережья), Курильских и Малых Курильских (о-в Полонского) о-вах.

Planktolyngbya limnetica (Lemmermann) Komárková-Legnerová et Cronberg, 1992 : 23. — *P. subtilis* (W. West) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 394. — *Lyngbya limnetica* Lemmermann, 1898 : 154; Гайл, 1950 : 116, табл. 27, рис. 20; Белякова, 1975 : 96, 1978 : 79, 1988б : 20; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

На грунте и высших водных растениях в устьях рек. Редко, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Берингово море: Анадырский залив.

Schizotrichaceae Elenkin

Schizothrix calcicola (C. Agardh) Gomont, 1892 : 307—308, pl. 8, fig. 1—3; Белякова, 1988б : 21.

В верхнем и среднем горизонтах слабоприбойной литорали и в супралиторали на скалах среди зеленых, красных и синезеленых водорослей. Редко, в заметном количестве.

Берингово море: Анадырский залив.

S. helva Frémy, 1939 : 20, fig. 3; Белякова, 1975 : 96, 1987 : 6; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18.

В верхнем горизонте умереннoприбойной скалистой литорали на Chthamalus dalli. Найден однажды, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

Phormidiaceae Anagnostidis et Komárek

Phormidioideae Anagnostidis et Komárek

* ***Phormidium acuminatum*** (Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 404. — *Oscillatoria acuminata* Gomont, 1892 : 227, pl. 7, fig. 12.

Среди фумарол в сублиторали на глубине 0.2—0.3 м на валунах при температуре воды 25—35 °С. Единично.

Курильские о-ва: о-в Янкича.

P. ambiguum Gomont, 1892 : 178—179, pl. 5, fig. 10; Белякова, 1975 : 96, 1981 : 44, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

В сублиторали кутовых частей бухт и в ваннах сублиторального типа на глубине от 0 до 10 м на валунах, раковинах моллюсков, макрофитах, в обрастании экспериментальных пластин из оргстекла, металлических и деревянных конструкций, реже в литоральной зоне на валунах. Всегда в условиях слабого водообмена или слабой прибойности и пониженной солености воды. Редкий вид, встречающийся в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Охотское море: Тауйская губа.

P. autumnale (C. Agardh) Gomont, 1892 : 187—190, pl. 5, fig. 23, 24; Белякова, 1987 : 5, 1988б : 17; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

Характерен для нижней части скалистой супралиторали умереннoприбойных открытых и полузакрытых побережий, где развивается в ванночках и расщелинах, изредка на водорослях (*Rhodochorthon rottii*). Часто отмечен вблизи птичьих базаров, нередко — в супралиторали и на слабоприбойной литорали в кутах бухт вблизи рек и ручьев на заиленном грунте, а также в эстуариях в обрастании стационарных гидротехнических сооружений (пирсы, деревянные сваи) и судов, стоящих на приколе. Встречается часто, в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Охотское море: Тауйская губа; Берингово море: Олюторский и Анадырский заливы.

P. bohneri Schmidle, 1901 : 59, Taf. 2, Fig. 11; Белякова, 1975 : 96; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

В супралиторали и во всех горизонтах слабоприбойной литорали на камнях в куту бухты возле канализационных стоков. Найден однажды, в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

P. breve (Kützing ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 405. — *Oscillatoria brevis* Kützing ex Gomont, 1892 : 229—230, pl. 7, fig. 14, 15; Белякова, 1975 : 95, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

В устьях рек на заиленном грунте в кутах бухт и на открытых, но неприбойных участках побережья, изредка в местах стока вод, богатых органикой. Встречается редко, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

P. chalybeum (Mertens ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 405. — *Oscillatoria chalybea* Mertens ex Gomont, 1892 : 232—233, pl. 7, fig. 19; Белякова, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

В устье реки на заиленном песке в куту бухты. Встречен однажды, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

P. corallinae (Kützing) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 405. — *Oscillatoria corallinae* (Kützing) Gomont ex Gomont, 1892 : 218, pl. 6, fig. 21; Белякова, 1975 : 95, 1978 : 79, 1981 : 44, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

На литорали, реже в сублиторали до глубины 5 м на открытых умереннoприбойных или полузакрытых побережьях на грунте (валуны, скалы, изредка заиленный дерн), известковых домиках усоногих ракообразных (Chthamalus, Balanus), реже среди красных (*Gloiopeltis, Polysiphonia* и др.) и бурых (ризоиды *Laminaria, Scytosiphon*) водорослей. На входных мысах бухт поднимается в супралитораль, развиваясь в ваннах и расщелинах скал. В акваториях со слабым водообменом (куты бухт заливов второго порядка, ванны сублиторального типа) зарегистрирован в обрастании экспериментальных пластин из оргстекла. Один из обычных видов дальневосточной флоры. Встречается часто, но заметного развития не дает.

Дальневосточные моря: повсеместно, от залива Петра Великого Японского моря до Олюторского залива Берингова моря, в том числе на о-ве Сахалин (западное и восточное побережья), Курильских и Малых Курильских (о-в Полонского) о-вах.

P. corium (C. Agardh) Kützing ex Gomont, 1892 : 172—173, pl. 5, fig. 1, 2; Белякова, 1988б : 17.

В верхнем горизонте умереннoприбойной скалистой литорали. Найден однажды, единично.

Берингово море: Анадырский залив.

P. hormoides Setchell et Gardner in Gardner, 1918 : 467, tabl. 40, fig. 23; Белякова, 1988б : 18.

В супралиторали и верхнем этаже верхнего горизонта литорали на скалах и валунах умеренно- и слабоприбойных побережий. Встречается редко, в незаметном количестве.

Берингово море: Анадырский залив.

P. konstantinosum (C. Agardh ex Gomont) Umezaki et Watanabe, 1994 : 195. — *Oscillatoria tenuis* C. Agardh ex Gomont, 1892 : 220—221, pl. 7, fig. 2, 3; Белякова, 1975 : 96; Коновалова и др., 1989 : 11, рис. 2, 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17. — *Phormidium tenue* (C. Agardh ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 406.

В устьях рек и ручьев на заиленном грунте в кутах бухт, нередко в условиях сильного органического загрязнения; на грунте среди фумарол на глубине 0.2—0.3 м при температуре воды 25—30 °C. Встречается редко, в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Курильские о-ва: о-в Янкича.

P. laetevirens (P. Crouan et H. Crouan ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 405. — *Oscillatoria laetevirens* P. Crouan et H. Crouan ex Gomont, 1892 : 226—227, pl. 7, fig. 11; Белякова, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

В верхнем горизонте скалистой умереннoприбойной литорали среди *Gloiopeltis furcata* и Chthamalus dalli. Редко, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

P. nigro-viride (Thwaites ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 405. — *Oscillatoria nigro-viridis* Thwaites ex Gomont, 1892 : 217, pl. 6, fig. 20; Белякова, 1975 : 96, 1978 : 79, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

Преимущественно в ваннах верхнего горизонта умереннoприбойной скалистой литорали, изредка в нижнем горизонте литорали и в сублиторали до глубины 1—1.5 м. Встречается редко, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Охотское море: Тауйская губа, Пенжинская губа; Берингово море: залив Корфа, Олюторский залив.

P. submembranaceum (Ardissone et Strafforello) Gomont, 1892 : 180, pl. 5, fig. 13; Белякова, 1987 : 5, 1988а : 3; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

В верхнем, иногда среднем и нижнем горизонтах прибойной хорошо аэрируемой литорали на скалистых глыбах и домиках Chthamalus dalli в ваннах сублиторального типа на гальке и валунах, на устрицах и балянусах в обрастании пирсов на глубине 3—5 м. Редкий вид, встречающийся большей частью в незаметном количестве. В массе обнаружен однажды — в ванне сублиторального типа в Охотском море.

Японское море: залив Петра Великого; Охотское море: Тауйская губа.

* *P. terebriforme* (C. Agardh ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 406. — *Oscillatoria terebriformis* C. Agardh ex Gomont, 1892 : 234—235, pl. 7, fig. 24.

В обрастании на затонувшей барже на уровне супралиторали в районе сточных вод рыбокомбината, в массе.

Берингово море: Олюторский залив.

Planktothrix mougeotii (Bory ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 416. — *Oscillatoria mougeotii* Bory ex Gomont, 1892 : 230. — *O. mougeotii* f. *major* Elenkin, Еленкин, 1914 : 158; Белякова, 1975 : 96; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

В сублиторали на глубине 1—2 м на заиленном грунте в куту бухты, в условиях слабого водообмена и опреснения. Единично.

Японское море: залив Петра Великого.

До недавнего времени вид классифицировался в роде *Oscillatoria* Vaucher. Объем этого рода Anagnostidis и Komárek (1988) существенно ограничили, а вид *O. mougeotii* отнесли к новому роду *Planktothrix* Anagnostidis et Komárek. При этом классификация внутривидового таксона *Oscillatoria mougeotii* f. *major* Elenkin, описанного А. А. Еленкиным (1914) с Камчатки и отмеченного автором (Белякова, 1975) в Японском море, этими исследователями не обсуждается. F. *major* отличается от типовой формы только более широкими трихомами: ширина трихомов f. *mougeotii* 5.5—7.5 мкм, f. *major* — 7.5—9.5 мкм. Изучение материалов из водоемов северо-запада России, полуостровов Кольского, Ямала и Чукотского показало, что пределы вариабельности ширины трихомов типовой формы больше, чем указано M. Gomont (1892) и составляют 5.5—9.5 мкм. F. *major* представляет лишь морфологическую модификацию типовой формы, но не таксономическую единицу. Поэтому мы относим ее в синонимы *Planktothrix mougeotii*.

Porphyrosiphon luteus (Gomont ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 409. — *Lyngbya lutea* Gomont ex Gomont, 1892 : 141—142, pl. 3, fig. 12, 13; Белякова, 1975 : 96, 1981 : 45; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

В верхнем и нижнем горизонтах умереннoприбойной литорали и в сублиторали до глубины 4.5 м на валунах, зеленых водорослях (*Acrosiphonia, Codium*) и гидроидах. Редко, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Охотское море: Тауйская губа.

P. martensianus (Meneghini ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 409. — *Lyngbya martensiana* Meneghini ex Gomont, 1892 : 145—146, pl. 3, fig. 17; Белякова, 1975 : 96, 1988б : 20; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

В верхнем горизонте слабоприбойной литорали на илистом грунте вблизи канализационных стоков в куту бухты; в опресненной протоке, соединяющейся с лагуной, на щебне. Встречен дважды, в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Берингово море: Анадырский залив.

* *Pseudophormidium purpureum* (Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 410. — *Plectonema purpureum* Gomont, 1892 : 101—102, pl. 1, fig. 7, 8.

Среди фумарол в сублиторали на глубине 0.2—0.3 м на валунах при температуре воды 25—35 °C. Обнаружен однажды, в незаметном количестве.

Курильские о-ва: о-в Янкича.

* *Symploca atlantica* Gomont, 1892 : 109, pl. 2, fig. 5.

В верхнем и среднем горизонтах умереннoприбойной литорали в глубине заливов и бухт на валунах, домиках Chthamalus dalli, изредка на заиленном дерне. На открытых прибойных побережьях развивается на скалах в супралиторали и в ваннах верхнего горизонта литорали. Встречается спорадически, преимущественно в незаметном количестве. Массовые разрастания обнаружены в местах птичьих базаров в заливе Корфа.

Японское море: залив Петра Великого, Татарский пролив; Охотское море: Тауйская губа; Берингово море: залив Корфа.

* *S. cartilaginea* (Montagne) Gomont, 1892 : 113—114, pl. 2, fig. 13, 14.

В супралиторали на стенках грота. Встречен однажды, в незаметном количестве.

Японское море: среднее Приморье.

S. endolithica Beljakova, Белякова, 1989 : 19, рис. 2; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18.

Эндолит. В известковых домиках усоногих ракообразных (Chthamalus, Balanus), реже в раковинах моллюсков (Littorina, Crassostrea), во всех горизонтах литорали и в сублиторали до глубины 2.5 м. Встречается на открытых и полузакрытых побережьях, в чистой воде у входных мысов бухт и в загрязненной воде в кутах бухт. Редко, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Берингово море: залив Корфа.

** *S. hydnoides* (Harvey) Kützing ex Gomont, 1892 : 106—109, pl. 2, fig. 1—4.

В верхнем горизонте умереннoприбойной литорали на скалах; в обрастании судна, курсирующего между Японскими о-вами и заливом Петра Великого. Обнаружен дважды, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

** *S. funicularis* Setchell et Gardner in Gardner, 1918 : 469, tab. 41, fig. 291.

В супралиторали на скалах вблизи птичьих базаров вместе с *S. atlantica*. Найден однажды, в незаметном количестве.

Берингово море: залив Корфа.

** *S. laete-viridis* Gomont, 1892 : 109, pl. 2, fig. 6—8.

В верхнем горизонте умереннoприбойной литорали на скалах среди *Lyngbya semiplena*. Единично.

Японское море: залив Петра Великого.

S. muscorum (C. Agardh) Gomont ex Gomont, 1892 : 110—111, pl. 2, fig. 9; Белякова, 1987 : 5, Адрианов, Кусакин, 1998 : 18.

В супралиторали слабоприбойного побережья на заиленном песке. Встречен однажды, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

S. parietina (A. Braun) Gomont, 1892 : 116; Белякова, 1975 : 96, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18.

В верхнем горизонте умеренно- и слабоприбойной литорали открытых и полузакрытых побережий на заиленном грунте. Редко, в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

Microcoleoideae Anagnostidis et Komárek

** *Hydrocoleum codiicola* Setchell et Gardner, 1924 : 701, tab. 12, fig. 3.

Среди утрикул *Codium yezoense* и *C. ritteri*, в выбросах. Редкий вид, встречающийся в незаметном количестве.

О-в Сахалин (западное побережье); Командорские о-ва: о-в Беринга.

***H. confluens* (Setchell et Gardner) Drouet, 1942 : 134. — *Microcoleus confluens* Setchell et Gardner in Gardner, 1918 : 471, pl. 40, fig. 25.

На заиленном дне супралиторальной ванны на открытом умереннoприбойном побережье. Найден однажды, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

** *H. floccocum* (Hauck) Gomont, 1892 : 341, pl. 12, fig. 11.

В нижней части супралиторали и в верхнем горизонте умеренно- и слабоприбойной скалистой и глыбово-валунной литорали в расщелинах скал и глыб, на входных мысах и мысках в глубине бухт. Редкий вид, встречающийся в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

* *H. glutinosum* (C. Agardh) Gomont ex Gomont, 1892 : 339—341.

В верхнем горизонте скалистой литорали в микротрещинах скал и в сублиторали на *Codium fragile* в прибойных, хорошо аэрируемых местообитаниях. Встречен дважды, в нескольких экземплярах.

Японское море: залив Петра Великого.

** *Microcoleus acutissimus* Gardner, 1927 : 55—56, pl. 11, fig. 2.

В верхнем и среднем горизонтах литорали на скалах и рифах среди зеленых водорослей. Встречен дважды, в незаметном количестве.

Берингово море: залив Креста.

M. chthonoplastes (Mertens) Zanardini ex Gomont, 1892 : 353—354, pl. 14, fig. 5—8; Щапова, 1957 : 27; Белякова, 1975 : 96, 1978 : 79, 1987 : 6; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18.

В супралиторали и верхнем горизонте умереннoприбойной литорали на заиленном дерне, реже на раковинах моллюсков (в основном видов Littorina), усоногих ракообразных и макрофитах в кутах бухт и на входных мысах в ваннах. На закрытых побережьях в условиях сильного опреснения опускается в средний и нижний горизонты литорали. Один из часто встречающихся видов флоры, обычно дающий массовые разрастания.

Японское море: залив Петра Великого, среднее Приморье, Татарский пролив; Охотское море: Тауйская губа, Пенжинская губа; Берингово море: Олюторский залив; о-в Сахалин (западное побережье).

* *M. hospitus* Hansgirg, 1890 : 15.

Эндофит. В колониях *Kyrtuthrix maculans* и *Blennothrix lyngbyacea* в верхнем горизонте умереннoприбойной литорали и в выбросах *Codium fragile*. Встречен дважды. Обилен в колониях *Kyrtuthrix maculans*.

Японское море: залив Петра Великого.

** *M. sanctae-crucis* Frémy, 1939 : 17, fig. 2.

В верхнем горизонте умереннoприбойной литорали на Chthamalus dalli. Встречен однажды, в незаметном количестве.

Японское море: Татарский пролив.

* *M. sociatus* W. et G. S. West, 1897 : 272.

В куту бухты в супралиторали на илисто-песчаном дне ванны, в условиях сильного опреснения и фекального загрязнения. Найден однажды, в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

M. tenerrimus Gomont, 1892 : 355, pl. 14, fig. 9—11; Белякова, 1975 : 96, 1978 : 79, 1987 : 6; 1988б : 22; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18. — *Schizothrix tenerrima* (Gomont) Drouet, 1968 : 135.

В верхнем, реже среднем и нижнем горизонтах умеренно- и слабоприбойной литорали на валунах, глыбах, скалах, среди усоногих ракообразных и высших водорослей, изредка в супралиторальных ваннах и расщелинах, в кутах бухт и на входных мысах. Как исключение, отмечен в сублиторали на глубине до 1 м. Встречен также в качестве эндофита в клетках *Zostera marina* и эндозооида в мягких тканях Chthamalus dalli. Один из обычных и очень часто встречающихся видов флоры, большей частью не дающий заметных разрастаний.

Японское море: залив Петра Великого, среднее Приморье, Татарский пролив; Охотское море: Шантарские о-ва, Тауйская губа; Берингово море: Олюторский и Анадырский заливы; о-в Сахалин (западное и южное побережья), Курильские о-ва.

M. vaginatus (Vaucher) Gomont ex Gomont, 1892 : 355—358, pl. 14, fig. 12; Белякова, 1987 : 6; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18.

В супралиторали на заиленном дерне на открытом, но слабоприбойном побережье, в условиях опреснения и органического загрязнения сточными водами зверосовхоза. Найден однажды, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

** *M. voukii* Frémy, 1932 : 1414.

Среди утрикул *Codium fragile* в сублиторали. Единично.

Японское море: залив Петра Великого.

Spirulinoideae Anagnostidis et Komárek

Spirulina laxa G. M. Smith, 1916 : tab. 26, fig. 25; Белякова, 1987 : 5.

В устье реки на заиленном грунте в куту бухты. Редко.

Японское море: залив Петра Великого.

S. major Kützing ex Gomont, 1892 : 251—252, pl. 7, fig. 29; Белякова, 1975 : 96, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

В супралиторали и среднем горизонте умереннoприбойной литорали на заиленном грунте в кутах бухт вблизи устьев рек и канализационных стоков. Встречается редко, в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

S. subsalsa Oersted ex Gomont, 1892 : 253—255, pl. 7, fig. 32. — *S. subsalsa* f. *oceanica* (P. Crouan et H. Crouan) Gomont, 1892 : 254; Гайл, 1950 : 116, табл. 27, рис. 12. — *S. tenuissima* Kützing, 1836 : Dec. 14, N 131; Белякова, 1978 : 79, 1981 : 44, 1987 : 5, 1988б : 17; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18.

На литорали, реже в сублиторали до глубины 4 м на умереннoприбойных открытых или полузакрытых побережьях на грунте (скалы, валуны, заиленный дерн), в литоральных ваннах и в ваннах сублиторального типа, в качестве эпизооида на усоногих ракообразных, гастроподах, мшанках и полихетах, изредка как эпифит на зеленых (особенно видов *Codium*), красных и бурых водорослях, нередко в обрастании пирсов, причалов, судов каботажного плавания, экспериментальных пластин. Один из наиболее часто встречающихся видов флоры, в целом не дающий заметного развития. Массовые разрастания отмечены в ваннах.

Дальневосточные моря: повсеместно, от залива Петра Великого Японского моря до Анадырского залива Берингова моря, в том числе на о-ве Сахалин (западное, восточное и южное побережья), Курильских и Малых Курильских (о-в Полонского) о-вах.

В отечественной литературе и ряде зарубежных работ (Косинская, 1948; Еленкин, 1949; Голлербах и др., 1953; Starmach, 1966; Кондратьева, 1968; Музафаров и др., 1988; и др.) вид фигурирует под названием *Spirulina tenuissima* Kützing. В соответствии со статьей 13 Международного кодекса ботанической номенклатуры (1996), ограничивающей принцип приоритета для различных групп растений, действительно обнародованным названием вида является название *S. subsalsa* Oersted ex Gomont, под которым он приведен в монографии Gomont (1892).

S. subtilissima Kützing ex Gomont, 1892 : 252, pl. 7, fig. 30; Гайл, 1950 : 116, табл. 27, рис. 11; Белякова, 1975 : 96, 1978 : 79, 1988б : 17. — *S. tenerrima* auct. non. Kützing ex Gomont, Белякова, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18.

В верхнем горизонте слабо-, реже умереннoприбойной литорали кутовых участков бухт на заиленном грунте; изредка на открытых побережьях на входных мысах бухт в ваннах, а также на глыбах среди Chthamalus dalli, в ваннах сублиторального типа, в выбросах *Codium fragile*. Встречается часто, но всегда в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого, бухты Ольги, Владимира, Татарский пролив; Охотское море: Тауйская губа, Пенжинская губа; Берингово море: Олюторский и Анадырский заливы; Курильские о-ва: острова Кунашир, Итуруп, Парамушир.

S. tenerrima Kützing ex Gomont, 1892 : 252—253; Белякова, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18.

В супралиторали на заиленном дерне в куту бухты. Единично.

Японское море: залив Петра Великого.

Oscillatoriaceae (S. F. Gray) Harvey ex Kirchner
Oscillatorioideae Anagnostidis et Komárek

** *Blennothrix cantharidosma* (Montagne ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 429. — *Hydrocoleum cantharidosmum* (Montagne) Gomont ex Gomont, 1892 : 336—337, pl. 12, fig. 6, 7.

В верхнем горизонте литорали на валунах. Обнаружен однажды в нескольких экземплярах.

Японское море: залив Петра Великого.

B. lyngbyacea (Kützing ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 430. — *Hydrocoleum lyngbyaceum* Kützing ex Gomont, 1892 : 337, pl. 12, fig. 8—10; Белякова, 1981 : 45. — *H. coccineus* auct. non. Gomont, Белякова, 1987 : 6; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18.

Характерен для литоральной зоны (особенно для верхнего горизонта литорали) умеренно-, реже слабоприбойных незагрязненных и неопресненных побережий, где развивается в наскальных ваннах, на каменистом грунте (валуны, глыбы), домиках усоногих ракообразных, изредка встречается среди красных водорослей (*Gloiopeltis furcata*). На прибойных побережьях поднимается в супралитораль, населяя ванны и расщелины скал. В акваториях со слабым водообменом (вершины бухт заливов второго порядка, проливы) зарегистрирован в сублиторали на глубине до 3 м как эпифит *Codium fragile* и в обрастании экспериментальных пластин. Нередок в ваннах сублиторального типа, встречаясь на всевозможных растительных, животных и искусственных субстратах до глубины 3—4 м. Часто встречается в Японском море, спорадически в Охотском и Беринговом морях. Массового развития достигает в ваннах, в остальных местообитаниях отмечен в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого, среднее Приморье, Татарский пролив; Охотское море: Шантарские о-ва (о-в Большой Шантар), Тауйская губа; Берингово море: залив Корфа; о-в Сахалин (западное и восточное побережья); о-в Монерон; Курильские о-ва: о-в Кунашир.

Lyngbya aestuarii (Mertens) Liebman ex Gomont, 1892 : 127—131, pl. 3, fig. 1, 2; Белякова, 1987 : 5, 1988б : 19; Адрианов, Кусакин, 1998 : 16. — *L. aestuarii* f. *natans* Gomont, 1892 : 129.

Характерен для лагунной литорали и сублиторали до глубины 0.5 м, а также для опресненных супралиторальных ванн. Встречается на заиленном гравии и песке, реже — в виде свободно плавающих на поверхности воды дерновин. Часто, в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого, Татарский пролив; Охотское море: Тауйская губа; Берингово море: Анадырский залив, лагуна Урэлык.

L. confervoides C. Agardh ex Gomont, 1892 : 136—138, pl. 3, fig. 5, 6; Гайл, 1950 : 116, табл. 27, рис. 10; Белякова, 1975 : 96, 1981 : 44, 1987 : 6; Адрианов, Кусакин, 1998 : 16.

В сублиторали на глубине от 0 до 6 м в акваториях со слабым и нормальным водообменом, реже в верхнем и нижнем горизонтах умеренно- и слабоприбойной скалистой и галечно-валунной литорали на грунте, в обрастании пирсов и экспериментальных пластин среди высших водорослей, гидроидов, мшанок, устриц, усоногих ракообразных. Единично в супралиторали. Редкий вид, встречающийся, как правило, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; о-в Монерон; Курильские о-ва: о-в Кунашир.

L. hieronymusii Lemmermann, 1905 : 146—147, Taf. 4, Fig. 12, 13; Белякова, 1975 : 96; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

В куту бухты в верхнем горизонте литорали на заиленном песке в устье реки, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

L. majuscula (Dillwyn) Harvey ex Gomont, 1892 : 131—136, pl. 3, fig. 3, 4; Белякова, 1987 : 6; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

В верхнем горизонте умереннoприбойной валунной литорали на грунте среди *Gloiopeltis furcata* и Chthamalus dalli. Единично.

Японское море: залив Петра Великого.

L. semiplena (C. Agardh) J. Agardh ex Gomont, 1892 : 138—141, pl. 3, fig. 7—11; Белякова, 1975 : 96, 1987 : 6; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

В верхнем горизонте умереннoприбойной скалистой и валунной литорали на грунте и в сублиторали мелководных, хорошо прогреваемых летом бухт, на глубине 2 м на *Codium fragile*. Редко, в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

* *Oscillatoria bonnemaisonii* (P. Crouan et H. Crouan) P. Crouan et H. Crouan ex Gomont, 1892 : 215, pl. 6, fig. 17, 18.

На устрицах в обрастании бетонных блоков и пирса на глубине от 1 до 2.5 м. Единично.

Японское море: залив Петра Великого.

O. limosa C. Agardh ex Gomont, 1892 : 210—212, pl. 6, fig. 13; Белякова, 1975 : 95, 1988б : 17; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

В устьях рек на илистом дне и в верхнем горизонте литорали лагунного типа на заиленном галечно-гравийном грунте в условиях сильного опреснения, преимущественно в кутах бухт. Редко, в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; Охотское море: Тауйская губа; Берингово море: Анадырский залив.

O. margaritifera (Kützing) Gomont, 1892 : 216—217, pl. 6, fig. 19; Белякова, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17. — *Arthrospira breviarticulata* Setchell et Gardner in Gardner, 1918 : 466, tab. 39, fig. 18; tab. 41, fig. 26. — *Spirulina breviarticulata* (Setchell et Gardner) Geitler, 1932 : 922, Fig. 591 a.

В верхнем горизонте умереннoприбойной литорали на заиленном грунте и в супралиторальных скалистых ваннах. Редкий вид, встречающийся в незаметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого; о-в Монерон; Курильские о-ва: о-в Шикотан.

O. sancta (Kützing) Gomont, 1892 : 209—210, pl. 6, fig. 12; Белякова, 1975 : 96; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

В кутах бухт в устьях рек на заиленном грунте в супралиторали и верхнем горизонте слабоприбойной литорали. Редко, в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

O. subcapitata Ponomarev, Пономарев, 1929 : 289, рис. 1 а—е; Белякова, 1987 : 5; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

В эстуарии вблизи устья реки на заиленном грунте. Редко.

Японское море: залив Петра Великого.

Homoeotrichaceae Elenkin

Ammatoideoideae (Elenkin) Anagnostidis et Komárek

***Pseudoscytonema corynoideum* (Beljakova) Beljakova comb. nov.** — 21—23. *Plectonema corynoideum* Beljakova, Белякова, 1989 : 22, рис. 3.

Эпилит. В верхнем и среднем горизонтах литорали на скалах и валунах. Редко, в незаметном количестве.

Берингово море: Анадырский залив.

Первоначально вид был описан в роде *Plectonema* Thuret (Белякова, 1989). Однако в настоящее время объем этого рода мы понимаем sensu Anagnostidis и Komárek (1988), ограничившими его 5 видами с широкими (8—25 мкм шир.) трихомами, состоящими из дисковидных клеток, и облигатно ложноветвящимися нитями. Большинство остальных видов с узкими трихомами, удлиненными клетками и с редко встречающимся ложным ветвлением перенесены в роды *Leptolyngbya* Anagnostidis et Komárek, *Pseudophormidium* Anagnostidis et Komárek и *Pseudoscytonema* Elenkin. Морфологические признаки обсуждаемого вида, характеризующегося узкими в средней части (0.8—1.4 мкм шир.) и расширенными на концах трихомами, редко ложноветвящимися нитями, в начале развития гетерополярными, впоследствии свободнолежащими, соответствуют роду *Pseudoscytonema*.

Homoeotrichoideae (Elenkin) Anagnostidis et Komárek

* *Heteroleibleinia gardneri* (Geitler) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 434. — *Lyngbya erecta* Setchell et Gardner, 1930 : 122. — *L. gardneri* (Setchell et Gardner) Geitler, 1932 : 1037.

Эпифит. На *Halosaccion microsporum* в верхнем горизонте умереннoприбойной валунной литорали. Найден однажды, в незаметном количестве.

Охотское море: Тауйская губа.

H. infixa (Frémy) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 434. — *Lyngbya infixa* Frémy, 1932 : 1414; Белякова, 1987 : 6; Адрианов, Кусакин, 1998 : 17.

В нижнем горизонте литорали и в сублиторали на глубине 2—4 м на зеленых, реже бурых водорослях, морских травах и гидроидах, на открытых сильно- и умереннoприбойных побережьях и на закрытых побережьях в кутах бухт, нередко в супралиторальных ваннах и в ваннах сублиторального типа. Спорадически, преимущественно в незаметном количестве. В ваннах может давать наиболее массовое развитие.

Японское море: залив Петра Великого; Охотское море: Тауйская губа; Берингово море: Анадырский залив.

H. kuetzingii (Schmidle) Compère, 1985 : 488. — *Lyngbya kuetzingii* Schmidle, 1897 : 58; Белякова, 1988б : 19.

Эпифит. На высших водных растениях в опресненной протоке, соединяющейся с лагуной. Единично.

Берингово море: Анадырский залив.

H. penicillata (Kützing ex Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 437. — *Schizothrix penicillata* (Kützing) Gomont, 1892 : 305, pl. 7, fig. 8—10; Белякова, 1975 : 96; Адрианов, Кусакин, 1998 : 18.

В супралиторальной скалистой ванне в глубине залива. В незаметном количестве.
Японское море: залив Петра Великого.

H. ucrainica (Schirschov) Anagnostidis et Komárek, 1988 : 437. — *Lyngbya kuetzingii* f. *ucrainica* (Schirschov) Elenkin, Еленкин, 1949 : 1606, рис. 474.

Эпифит. На зеленых водорослях в устье реки в куту бухты. Встречен однажды, в заметном количестве.

Японское море: залив Петра Великого.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 96-04-48871 и 99-04-49597) и частичной поддержке Федеральной целевой научно-технической программы «Биологическое разнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Адрианов А. В., Кусакин О. Г. Таксономический каталог биоты залива Петра Великого Японского моря. Владивосток, 1998. 349 с.

Белякова Р. Н. Синезеленые водоросли в обрастаниях естественных субстратов залива Восток Японского моря // Обрастания в Японском и Охотском морях. Владивосток, 1975. С. 92—107.

Белякова Р. Н. Синезеленые водоросли литорали бухты Лаврова (Берингово море) // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М., 1978. С. 78—84.

Белякова Р. Н. Синезеленые водоросли в обрастании экспериментальных пластин бухты Витязь (Японское море) // Организмы обрастания дальневосточных морей. Владивосток, 1981. С. 42—50.

Белякова Р. Н. Морские синезеленые водоросли дальневосточного морского заповедника // Новости сист. низш. раст. 1987. Т. 24. С. 3—8.

Белякова Р. Н. К морфологии и биологии некоторых морских синезеленых водорослей // Новости сист. низш. раст. 1988а. Т. 25. С. 3—9.

Белякова Р. Н. Синезеленые водоросли северо-западного побережья Берингова моря // Там же. 1988б. С. 12—27.

Белякова Р. Н. Новые виды *Cyanophyta* из дальневосточных морей СССР // Новости сист. низш. раст. 1989. Т. 26. С. 17—23.

Белякова Р. Н. Конспект флоры *Cyanophyta* бентоса дальневосточных морей России. 1. *Chroococcales* (*Microcystaceae, Chroococcaceae*) // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 2. С. 106—118.

Белякова Р. Н. Конспект флоры *Cyanophyta* бентоса дальневосточных морей России. 2. *Chroococcales* (*Entophysalidaceae, Dermocarpellaceae, Xenococcaceae, Hydrococcaceae*) // Бот. журн. 2000б. Т. 85. № 11. С. 87—99.

Гайл Г. И. Определитель фитопланктона Японского моря // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. ин-та рыбного хозяйства и океанографии. 1950. Т. 33. С. 3—177.

Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. Синезеленые водоросли. М., 1953. 647 с.

Еленкин А. А. Пресноводные водоросли Камчатки // Труды Камчатской Экспедиции Т. П. Рябушинского. Вып. 2. М., 1914. С. 1—402.

Еленкин А. А. 1949. Синезеленые водоросли СССР. Спец. часть. Вып. 2. М.; Л., 1949. С. 990—1908.

Кондратьєва Н. В. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. I. Синьо-зелені водорості — *Cyanophyta*. Ч. 2. Клас гормогонієві — *Hormogoniophyceae*. Київ, 1968. 520 с.

Коновалова Г. В., Орлова Т. Ю., Паутова Л. А. Атлас фитопланктона Японского моря. Л., 1989. 159 с.

Косинская Е. К. Определитель морских синезеленых водорослей. М.; Л., 1948. 278 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс). СПб., 1996. 191 с.

Музафаров А. М., Эргашев А. Э., Халилов С. Определитель синезеленых водорослей Средней Азии. Вып. 3. Ташкент, 1988. С. 893—1216.

Пономарев А. П. Биологическое обследование серных ключей и озера Серноводска-Самарского // Учен. зап. Казан. гос. ун-та. 1929. Т. 89. С. 287—289.

Щапова Т. Ф. Литоральная флора материкового побережья Японского моря // Тр. Ин-та океанологии. 1957. Т. 23. С. 21—66.

Anagnostidis K. Geitlerinema, a new genus of oscillatorialean cyanophytes // Pl. Syst. Evol. 1989. Vol. 164. N 1-4. P. 33—46.

Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3 — *Oscillatoriales* // Arch. Hydrobiol. 1988. Suppl. 80, H. 1—4 (Algological Studies, 50—53). P. 327—472.

Böcher T. W. Studies on the sapropelic flora of the lake Flyndersö with special reference to the *Oscillatoriaceae* // Det. Kgl. dansk. vidensk. Selsk., Biol. Medd. 1949. T. 21. N 1. P. 1—46.

Compère P. Combinaisons nouvelles dans les Cyanophycées // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 1985. T. 55. N 3—4. P. 487—489.

Drouet F. Studies in *Myxophyceae*. I. // Field. Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 1942. Vol. 20. P. 125—141.

Ercegović A. Ecološke i sociološke studije o litofitskim cijanoficejama sa jugoslavenske obale jadrana // Rad. Jugosl. Akad. 1932. T. 244. P. 129—220.

Frémy P. Cyanophycées vivant dans le thalle des *Codium* // Compt. Rend. Acad. Sci., Paris. 1932. T. 195. P. 1413—1414.

Frémy P. Cyanophycées marines des anciennes Antilles Danoishes // Dansk Bot. Arkiv. 1939. T. 9. P. 1—47.

Fritsch F. E. Freshwater algae / National Antarctic Expedition, 1901—1904 // Nat. Hist. 1912. Vol. 6. P. 1—60.

Gardner N. L. New Pacific coast marine algae. III // Univ. Calif. Publ. Bot. 1918. Vol. 6. N 17. P. 455—486.

Gardner N. L. New *Myxophyceae* from Porto Rico // Mem. New York Bot. Garden. 1927. Vol. 7. P. 1—144.

Geitler L. Neue Blaualgen aus Lunz // Arch. Protistenk. 1927—1928. Bd 60. H. 2. S. 440—448.

Geitler L. Cyanophyceae // Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. Bd 14. Leipzig, 1932. 1996 S.

Gomont M. Monographie des Oscillatoriées (Nostocacées homocystées) // Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. 7. 1892. T. 15. P. 263—368; T. 16. P. 91—264.

Gomont M. Sur quelques Oscillatoriées nouvelles // Bull. Soc. Bot. France. 1899. T. 46. P. 25—41.

Hansgirg A. Über neue Süsswasser- und Meeres-Algen und Bacterien, mit Bemerkungen zur Systematik dieser Phycophyten und über den Einfluss des Lichtes auf die Ortsbewegungen des Bacillus Pfefferi nob. // Sitz. Königl. Böchm. Ges. Wiss. Math.-Nat. Kl. Prag, 1890. S. 1—34.

Kirchner O. Schizophyceae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. T. 1. Abt. 1 a. Leipzig, 1900. S. 45—92.

Komárek J. Taxonomische Bemerkungen zu einigen Arten der Mikroflora der Teiche in Böhmen // Acta Sci. Nat. Mus. Böhm. merid. Ceske Budejovice. 1974. Bd 14. S. 161—190.

Komárková-Legnerová J., Cronberg G. New and recombined filamentous cyanophytes from lakes in south Scania, Sweden // Arch. Hydrobiol. 1992. Suppl. 95. P. 21—31.

Kützing T. F. Algarum aquae dulcis germanicarum Decades, XIV, N 131. Halis Saxonum, 1836.

Lemmermann E. Beiträge zur Kenntniss der Planktonalgen. II. Beschreibung neuer Formen // Bot. Centralbl. 1898. Bd 76. N 5-6. S. 150—156.

Lemmermann E. Planktonalgen // Abh. Naturv. Ver. Bremen. 1899. Bd 16. H. 2. S. 313—398.

Lemmermann E. Beiträge zur Kenntniss der Planktonalgen. VII // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1900. Bd 18. S. 135—143.

Lemmermann E. Das Plankton schwedischer Gewässer // Ark. Bot. 1904. Bd 2. N 2. S. 1—209.

Lemmermann E. Branderburgishe Algen. III. Neue Formen // Forsch. Biol. Stat. Plon. 1905. Bd 12. S. 145—153.

Lindstedt A. Die Flora der marinen Cyanophyceen der schwedischen Westküste. Lund, 1943. 121 S.

Meffert M. E. Limnothrix Meffert nov. gen. The unsheathed planktic cyanophycean filaments with polar and central gas vacuoles // Arch. Hydrobiol. 1988. Suppl. 80. H. 1—4 (Algological Studies 50—53). P. 269—276.

Meneghini G. Algarum species novae vel minus notae a prof. J. Meneghini propositae // Giorn. Bot. Italiano, Anno 1. 1844. T. 1 (1) P. 296—306.

Schmid G. Zur Kenntnis einiger Oscillariaceen // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1914. Bd 32. S. 122—130.

Schmidle W. Algologische Notizen. IV // Allg. Bot. Zeitschr. 1897. Bd 3. H. 4. S. 58.

Schmidle W. Beiträge zur Flora von Afrika. XXII. *Schizophyceae, Conjugatae, Chlorophyceae* // Engler's Bot. Jahrb. 1901. Bd 30. S. 239—445.

Setchell W. A., Gardner N. L. Expedition of the California Academy of Sciences to the Gulf of California in 1921. The marine algae // Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 4. 1924. Vol. 12. N 29. S. 695—949.
Setchell W. A., Gardner N. L. Marine algae of the Revillagigedo Islands Expeditions in 1925 // Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 4. 1930. Vol. 19. N 8. P. 109—215.
Silva P. C., Basson Ph. W., Moe R. L. Catalogue of the benthic marine algae of the Indian ocean. Berkeley; Los Angeles; London, 1996. 1259 p.
Smith G. M. New or interesting algae from the lake of Wisconsin // Bull. Torr. Bot. Club. 1916. Vol. 43. P. 471—483.
Starmach K. Flora slodkowodna Polski. T. 2. *Cyanophyta* — Sinice. *Glaucophyta* — Glaukofity. Warszawa, 1966. 806 p.
Umezaki I. The marine blue-green algae of Japan // Mem. Coll. Agric. Kyoto Univ. Fish. ser. 1961. N 83. P. 1—149.
Umezaki I. Yonedaella nom. nov. // Taxon. 1962. Vol. 11. N 6. P. 204.
Umezaki I., Watanabe M. Enumeration of the *Cyanophyta* (blue-green algae) of Japan 1. *Chroococcales* and *Oscillatoriales* // Jap. J. Phycol. 1994. Vol. 42. N 2. P. 175—219.
West W., West G. S. Welwitch's African freshwater algae // J. Bot. 1897. Vol. 35. P. 264—272.
Wille N. Algologische Notizen XXVIII // Nyt Mag. Naturv. 1919. Bd 56. S. 32—33.
Woloszynska J. Przyczynek do znajomosci glonow planktonowych // Bull. Acad. Sci. Cracovie. 1911. P. 529—530.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: rbelyak@NP1298.spb.edu

Получено 11 V 1999

SUMMARY

The results of inventory and a critical study of the *Oscillatoriales* species composition (*Cyanophyta*) of Russian coast of the Far-eastern seas are presented. A list of 93 species is given. One new combination is proposed: *Pseudoscytonema corynoideum* (Beljakova) Beljakova comb. nov. (=*Plectonema corynoideum* Beljakova). The data on the flora of North-western part of the Sea of Japan (except the Peter the Great Bay), Okhotsk Sea, Saghalien Island, Kuril Islands and Little Kuril Islands are reported for the first time. Annotation for each species includes data on its synonymy, ecology, occurrence, abundance and distribution in the area.

УДК 582.948.2

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 12

© С. В. Овчинникова

СИСТЕМА РОДА *CRANIOSPERMUM* (*BORAGINACEAE*)

S. V. OVCZINNIKOVA. THE SYSTEM OF THE GENUS *CRANIOSPERMUM* (*BORAGINACEAE*)

Дан таксономический обзор рода *Craniospermum*. Проанализированы основные морфологические признаки эремов. Впервые с помощью сканирующего электронного микроскопа изучена скульптура поверхности эремов. Предложена система рода, в которой при выделении секций впервые использованы признаки поверхности эремов. Установлены новая секция, 2 новых подсекции и 2 новых ряда, описан новый вид *C. tuvinicum*. Для всех таксонов указаны сведения о типе и данные об экологии. Составлена карта ареалов всех 6 видов рода. Приведен ключ для определения видов рода.
Ключевые слова: система, *Boraginaceae*, *Craniospermum*, эрем, скульптура поверхности.

Небольшой, но очень своеобразный род *Craniospermum* Lehm. на основе комплекса морфологических признаков был выделен М. Г. Поповым (1953) в самостоятельную трибу *Craniospermeae* (DC.) M. Pop. Однако положение этой трибы в системе сем. *Boraginaceae* Juss. до сих пор остается спорным (Аветисян, 1956; Григорьев, 1964). Представители рода *Craniospermum* — многолетние дерновинные травы, рас-

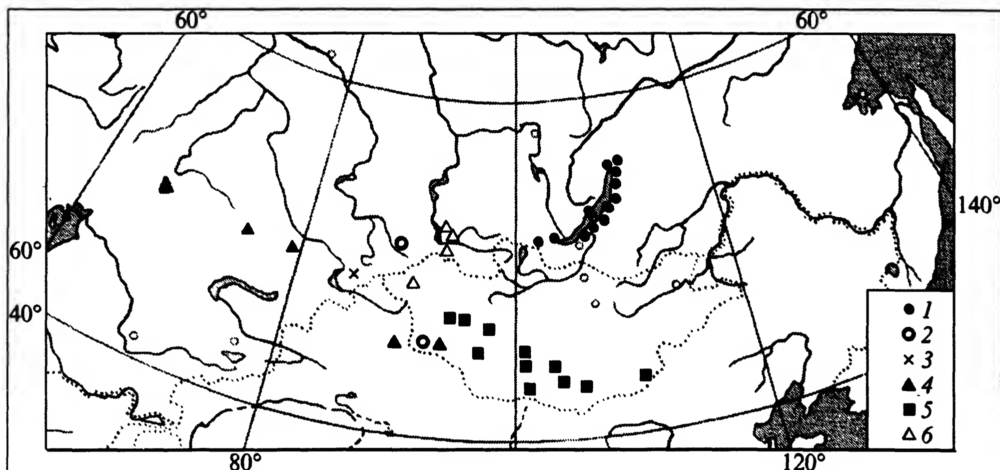


Рис. 1. Ареалы видов рода *Craniospermum*.

1 — *C. subvillosum*, *2* — *C. canescens*, *3* — *C. subfloccosum*, *4* — *C. echioides*, *5* — *C. mongolicum*, *6* — *C. tuvinicum*.

пространенные в пустынно-степной полосе Центрального Казахстана, юга Сибири, Монголии и Северного Китая (рис. 1).

Первая и единственная система рода *Craniospermum*, была изложена Поповым (1953) во «Флоре СССР». В ней описаны 2 секции (на русском языке) и приведены 4 известных тогда вида. При выделении секций основными признаками служили особенности строения плодов и цветка.

Плод бурачниковых называется ценобием, у большинства родов он состоит из 4 невскрывающихся односеменных эремов, где функцию защиты семян берет на себя перикарпий (Каден, Закалюкина, 1965). Перикарпий имеет специальные выросты (крылья, шипики, бугорки), способствующие распространению эремов.

Ценность карпологического метода для систематики бурачниковых показана многими исследователями (Федосеева, 1935, 1963; Смирнова, Каден, 1977; Смирнова, 1986). Однако изучение скульптуры поверхности эремов с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) у представителей рода *Craniospermum* ранее не предпринимались. Более того, в литературе до сих пор не были описаны эремы *C. canescens* DC., а эремы других известных в настоящее время 5 видов рода характеризовались схематически и не давали ясного представления о видах.

Изучение систематики видов рода *Craniospermum* показало, что общепринятых морфологических признаков недостаточно для построения обоснованной системы рода. В связи с этим нами были изучены морфологические признаки эремов всех 6 видов рода *Craniospermum* с помощью СЭМ.

Материал и методика

Эремы отбирали с гербарных образцов, хранящихся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), Московского государственного университета (МГУ, MW), Томского государственного университета (ТК) и Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS, NSK). Эремы крепили на металлический цилиндр с помощью клея «super glue» и напыляли в вакууме золотом, затем просматривали на СЭМ JSM-35. Съемку проводили на узкую мелкозернистую пленку при увеличении ×20 для описания внешнего вида эремов и при ×300 для исследования скульптуры поверхности. С негативов отпечатаны черно-белые фотографии. Измерения производили с помощью бинокулярной лупы МБС-2 на 5—20 эремах в зависимости от количества материала. Для подтверждений константности морфологического строения эремов их исследовали у растений, взятых в различных частях ареала.

Полученные и проанализированные данные сведены в таблицу. Для описания эремов использовали общепринятую терминологию (Попов, 1953), при описании скульптуры поверхности эремов — работы З. Т. Артюшенко (1990), B. Wojciechowska (1966), V. Heywood (1969), Т. С. Николаевской, Л. Р. Петровой (1989), Т. В. Крестовской, И. М. Васильевой (1998а, б).

Результаты и обсуждение

Незрелые эремы черепосемянников зеленые, при созревании серые или коричневые, продолговатые, 3.2—5.7(6.0) мм дл., с брюшным центральным выступающим наружу цикатриксом 1.02—2.2 мм дл., от яйцевидного до булавовидного (рис. 2, *3*; табл. I, 2). По бокам эремы складчатые (рис. 2, *1*; табл. II, *1*), крупнобугорчатые (рис. 2, *3*) или морщинистые (табл. I, 2), на спинке несут бумажистое, кожистое или хрящевидное, слабо или заметно вздутое крыло, по краю гладкое (рис. 2, *2*; табл. I, *5*) или зубчатое (рис. 2, *5*; табл. I, *1*, *3*). Крыло закрывает полностью (рис. 2, *1*) или частично узкую спинную площадку (диск). Иногда над диском образуется оторочка из двух пластин, отогнутых в сторону крыла (рис. 2, *2*; табл. I, *5*). Крыло охватывает весь эрем (рис. 2, *4*; табл. I, *2*) либо сдвинуто в верхнюю часть (рис. 2, *1*). Поверхность крыла морщинистая, крупнобугорчатая, более или менее покрытая шипиками разной высоты либо без них (табл. III).

Как показали исследования, скульптура поверхности эрема (табл. II) и строение крыла могут служить диагностическими признаками при выделении секций. Выделенные ряды хорошо различаются по форме и размерам крыла, наличию оторочки, а также по форме и размерам цикатрикса (см. таблицу).

Ниже изложена система рода *Craniospermum*, включающая все известные виды.

Craniospermum Lehm.

1818, Pl. Asperif. 2:336.
Тип: *C. subvillosum* Lehm.

Sect. 1. *Craniospermum*. — Sect. *Eu-Craniospermum* M. Pop. 1953, Фл. СССР, 19:533, descr. ross.

Ala ad partem eremi superiorem remota, bene evoluta, ventricosa, non coriaceae (papyracea), integerrima, margine discum fere omnino celante. Eremi plicato-spinulosi. Plantae zonae litoralis arenosae laci Baical.

Typus: *C. subvillosum* Lehm.

Крыло сдвинуто в верхнюю часть эрема, хорошо развитое, вздутое, некожистое (бумажистое), с цельным краем, почти замыкающим отверстием, через которое диск почти невиден (рис. 2, *1*). Поверхность эрема складчато-мелкошипиковатая (табл. II, *1*). Растения песчаной литорали оз. Байкал.

Тип: *C. subvillosum* Lehm.

1. *C. subvillosum* Lehm. 1818, Pl. Asperif. 2:337. — *C. hirsutum* DC. 1846, Prodr. 10:175.

Описан с берегов оз. Байкал («in locis glareosis et sabulosis ad lacum Baical Siberiae, 1772, P. S. Pallas»). Тип: ?BM.

J. Lehmann (1818) описал род и новый вид по сборам П. С. Палласа, сделанным в 1772 г. Гербарий Палласа был продан в 1808 г. в Лондон и ныне принадлежит Британскому музею (Литвинов, 1909). Можно предположить, что тип *C. sibvillosum* хранится там же.

На песчаных дюнах и галечниках по берегу оз. Байкал в Иркутской обл. и Бурятии. Эндемик (рис. 1, *1*).

Sect. 2. Leucolachnos Ovczinnikova sect. nov.

Ala in parte eremi superiore sita, vix evoluta, coriacea, subelevata, margine denticulato, ad discum inflexo. Discus bene conspicuus. Marginis laminae subindis tinctae. Eremi

Диагностические признаки эремов видов рода *Craniospermum*

Вид	Эрем			Крыло		
	длина, мм	скульптура поверхности	форма	скульптура поверхности	размеры, мм	
					длина	высота
C. subvillosum Lehm.	3.5—4.0	Складчато-мелкошипиковая	Бумажистое, вздутое с ровным краем	Слабоструйчато-морщинистая	2.2—2.7	0.8—1.0
C. canescens DC.	3.5—4.0	Крупнобугорчатая, морщинистая	Кожистое, невздутое, с мелкозубчиковым краем	Крупнобугорчато-струйчато-морщинисто-шипиковая	2.7—3.0	0.5—0.7
C. subfloccosum Kryl.	3.6—4.0	Извилисто-складчатая со слабо заметными бугорками	Кожистое, вздутое с ровным краем	Морщинистая с шипиками, пузыревидно вздутыми в основании	3.0—3.5	0.8—1.0
C. echioides (Schrenk) Bunge	4.3—5.7 (6.0)	Поперечно-складчатая голая	Хрящевидное, слабо вздутое (плосковатое) с зубчатым краем	Струйчато-морщинистая с отдельными шипиками	4.0—5.2	1.0—1.5
C. mongolicum Johnst.	4.3—4.8	Крупнобугорчатая, морщинисто-шипиковая	Хрящевидное, вздутое с крупнозубчатым краем	Слабоморщинистая, почти гладкая, с крупными шипиками	3.0—3.5	0.5—1.1
C. tuvinicum Ovczinnikova	3.2—3.8	Слабоскладчатая голая, мелкоперфорированная	Кожистое вздутое с ровным краем	Струйчато-морщинистая с длинными шипиками	2.5—3.3	0.7—1.1

grosse tuberculati, striato-rugoso-spinulosi. Plantae riparum arenosarum in regione montium subalpina.

Typus: *C. canescens* DC.

Крыло расположено в верхней части эрема, слабо развито, кожистое, немного приподнятое, с мелкозубчатым краем, загнутым на диск. Диск хорошо виден. Пластинки оторочки слабо заметные (рис. 2, *5*). Поверхность эрема крупнобугорчатая

пластины оторочки	Длина диска, мм	Форма и размеры цикатрикса	Исследованные образцы
Отсутствуют	Не виден	Ланцетовидная, 1 мм дл.	Сев.-вост. побережье оз. Байкал, губа Фролиха до мыса Турали 1952, М. Попов (NSK)
Тонкие, слабо звитые	1.7—2.0	Булавовидная, 1.5 мм дл.	Алтай, по р. Тобогош, притоку р. Чуи, 1832 А.Бунге, (LE), Алтай гербарий Турчанинова (LE), Юго-Зап. Монголия, Джунгария, Кобдоский аймак, хребет Байтаг-Богдо, 1988, И. Губанов и др. (MW)
Толстые, вдоль его диска отогну-ıе, морщинистые	2.0—2.5	Сердцевидная, 1 мм дл.	Семипалатинская губ., окр. Катон-Карагая, Нарымский хребет, в верховьях р. Тауты-Коль, 1928, Г. Сумневич (TK)
Не выражены	3.0—3.5	Яйцевидная, (1.2) 1.5—1.8 мм дл.	Горы Улутау, 1842, А. Шренк (LE); Центрально-Казахстанский мелкосопочник в 40 км от пос. Актогай, 1966, З. В. Карамышева и др. (LE); Чингиз-Тау, горы Кзыл-жал, 1958, В. Голоскоков (LE); Юго-зап. Монголия, хребет Байтаг-Богдо, 1979, И. Губанов (LE): там же, 1988, И. Губанов и др. (MW)
Не выражены	2.5—3.0	Булавовидная, 1.2—2.2 мм дл.	Монгольский Алтай, зап. окраина котловины Цэцэгнура, 1971, В. Грубов и др. (LE); Гоби Алтай, 80 км от г. Алтай, 1975, О. Журба (MW); северо-западная часть хребта Аджи-Богдо, 1977, Е. Волкова и др. (LE)
Толстые ото-утые, широкие ероховато-шер-истые	1.5—2.5	Овальная, 1.0—1.3 мм дл.	Тува, Танну-Ола, 1915, А. Тугаринов (LE); Тува, Куртушибинский хребет, 1980, Д. Шауло, М. Данилов (NS); Тува, Уюкский хребет, с. Сесерлиг, 1986, Д. Шауло, Е. Щенникова (NS); Монгольский Алтай, р. Их-Джергалант, пос. Булган, 1988, Р. Камелин и др. (MW)

струйчато-морщинисто-шипиковая (табл. II, *2*). Растения песчаных берегов рек в субальпийском поясе гор.

Тип: *C. canescens* DC.

2. *C. canescens* DC. 1846, Prodr. 10 : 175. — *C. subvillosum* auct. non Lehm.: Bunge, 1836, Verzeichn. der im Oestl. Theil Altai-Gebirge gesamm. Pflanzen : 13.

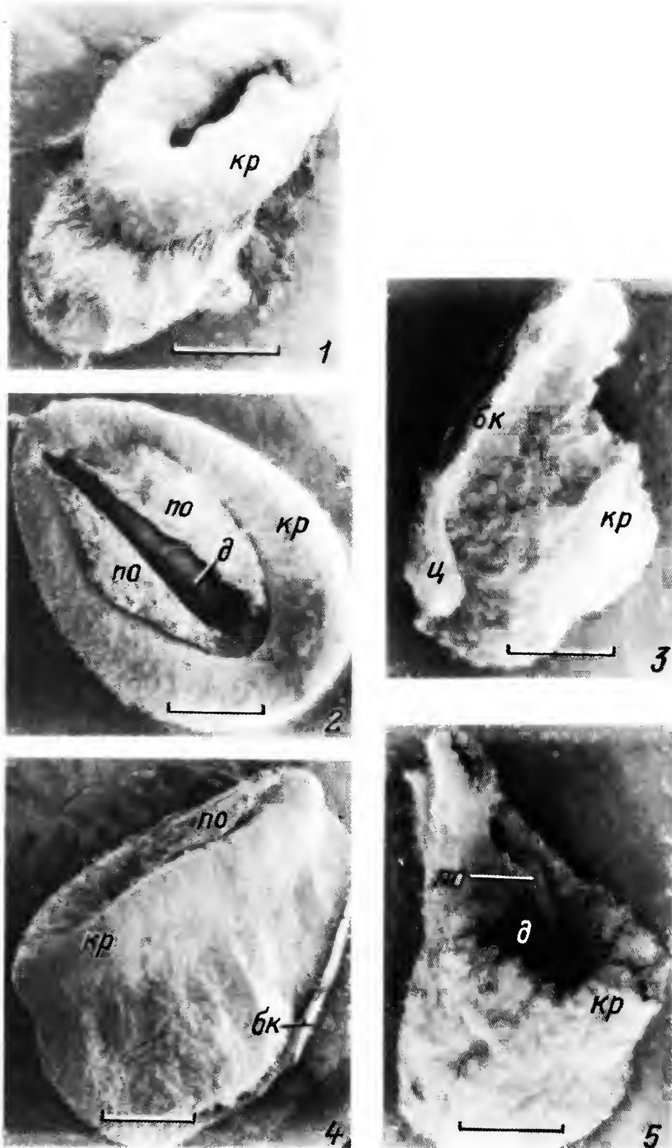


Рис. 2. Эремы *Craniospermum*: *C. subvillosum* (*1*), *C. subfloccosum* (*2*, *4*) и *C. canescens* (*3*, *5*).
1, *2*, *5* — вид сверху со стороны спинки: *3*, *4* — вид сбоку. *бк* — брюшной киль, *д* — диск, *кр* — крыло, *по* — пластины оторочки, *ц* — цикатрикс. Масштабная линейка — 1 мм.

Описан с Алтая. Тип: «In subalpinis apricis ad rivul. Toboghosch in Tschujam inflerentan legit Bunge 1832» (LE).

По песчаным берегам рек в субальпийском поясе гор. Попов (1953) считал этот вид эндемиком юго-восточного Алтая. До недавнего времени он был известен лишь по типовому материалу (6 гербарных листов). Ошибочно указывался В. И. Грубовым (1982) и И. А. Губановым (1996) для 4 районов Монголии. На самом деле в Монголии *C. canescens* встречается лишь в ее юго-западной части: Джунгарии, на северном макросклоне хребта Байтаг-Богдо (рис. 1, 2).

Sect. 3. *Diploloma* (Schrenk) M. Pop. 1953, Фл. СССР, 19 : 535. — *Diploloma* Schrenk, 1844, Bull. phys.-math. Acad. Petersb. 2 : 195.

Typus: *C. echioides* (Schrenk) Bunge.

Крыло эрема охватывает всю спинную площадку, открытое, вздутое, хряще-видно-кожистое. Диск хорошо виден. Пластинки оторочки отчетливо выражены (табл. I). Поверхность эрема поперечно-складчатая, голая или бугорчато-шипиковая (табл. II, *3—6*). Растения скал и сухих каменистых склонов гор в полосе степей и пустынь.

Тип: *C. echioides* (Schrenk) Bunge.

Subsect. 1. Floccosa Ovczinnikova subsect. nov.

Plantae pilis brevibus rufulis appressis tomentulum formantibus dense obtectae. Corolla dolichomorpha, fauce haud tuberiformiter ventricosa, dentibus aequilongis 2.5 mm longis. Antherae amplae, 2.3 mm longae.

Typus: *C. subfloccosum* Kryl.

Растения опушены рыжеватыми, короткими, прижатыми, густо расположенными волосками, образующими войлочек. Венчик долихоморфный, без бугровидного вздутия в зеве. Зубцы венчика ровные, 2.5 мм дл. Пыльники крупные, 2.3 мм дл.

Тип: *C. subfloccosum* Kryl.

3. *C. subfloccosum* Kryl. 1903, Тр. Петерб. бот. сада, 21, 1 : 10.

Описан с Алтая. Тип: «Алтай, Нарымский хребет около Катон-Карагая, 3 мая 1901, П. Крылов» (TK, iso — LE, TK).

На щебнистых склонах в альпийском поясе Нарымского хребта. Эндемик (рис. 1, *3*). Повторно в locus classicus был собран Г. Сумневичем в 1928 г. с вызревшими плодами (рис. 2, *2, 4*). Указан для северо-западного Синьцзяна (Китай) (Ge-Ling et al., 1995). В достоверности этого указания мы не уверены.

Subsect. 2. Diploloma (Schrenk) Ovczinnikova comb. et stat. nov. — *Diploloma* Schrenk, 1848, Bull. phys.-math. Acad. Pétérsb. 2 : 195.

Typus: *C. echioides* (Schrenk) Bunge.

Растения опушены жесткими торчащими длинными щетинками, сидящими на толстых бугорках, и мелкими щетинками, густо расположенными между ними. Венчик с узкой трубкой, наверху расширяющийся, с бугровидными вздутиями в зеве. Зубцы венчика по краю волнистые, 1—2 мм дл. Пыльники 1.1—1.6 мм дл.

Тип: *C. echioides* (Schrenk) Bunge.

Ser. 1. Diploloma (Schrenk) Ovczinnikova comb. et stat. nov. — *Diploloma* Schrenk, 1848, Bull. phys-math. Acad Pétérsb. 2 : 195.

Typus: *C. echioides* (Schrenk) Bunge.

Плодущие кисти удлиненные, тесно сближенные, образующие щитковидную метелку 3—9 см дл. Тычинки превышают венчик на 2—3 мм.

Тип: *C. echioides* (Schrenk) Bunge.

4. *C. echioides* (Schrenk) Bunge, 1871, Heliocarya : 10. — *Diploloma echioides* Schrenk, 1844, Bull. phys.-math. Acad. Pétérsb. 2 : 195; Ledeb. 1847, Fl. Ross. 3 : 172. — *C. mongolicum* auct. non Johnst.: Губанов, 1982, Бюл. Моск. о-ва исп. прир. отд. биол. 87, 1 : 128.

Описан из Центрального Казахстана. Тип: «In rupestribus aridis montium Ulutau, 30 V 1842, A. Schrenk» (LE, iso — LE).

На сухих каменистых склонах, скалах и мелкоземе в полосе южной степи и полупустыни. Ранее был известен только из Казахстана (Павлов, 1938; Голоскоков, 1964; Ганиев, 1986). Наши исследования показали, что в гербариях МГУ и БИН хранятся экземпляры из Монголии и Китая, ошибочно определенные как *C. mongolicum* Johnst., но принадлежащие *C. echioides*: Юго-западная Монголия, Ховдинский аймак, восточный макросклон хребта Байтаг-Богдо, долина р. Будун-Харкайтын-Гол близ границы с Китаем, щебнистые склоны, 1900 м над ур. м., на мелкоземе среди

камней, 28 VII 1979, № 7143, И. Губанов (LE); Юго-Западная Монголия, Джунгария, северный макросклон хребта Байтаг-Богдо, нижняя часть ущелья Будун-Харкайтын-Гол, в 15 км на восток от заставы Байтаг-Богдо Кобдоского аймака, 1800—2000 м над ур. м., № 2481, 30 VII 1988, И. Губанов и др. (MW); Mongolia occidentalis, Altai australis, 2 maji in arenosis, 2 V 1879, N 22, pl. a N. M. Przewalski collectae. «Jaiti» (LE). По данным E. Bretschneider (1898), в это время отряд Н. М. Пржевальского работал в Китае в районе Джунгарской пустыни (рис. 1, *4*). *C. echioides* — монокарпическое растение с одной плотной розеткой листьев, соцветие образует ярко выраженную щитковидную метелку с очень густыми кистями. *C. mongolicum* — густодерновинный многолетник, соцветие у него более компактное, лишь при плодоношении удлиняющееся. Очень четко виды различаются по плодам (табл. I, *1—4*). У *C. echioides* крыло эрема слабо вздутое с зубчатым краем и струйчато-морщинистой с отдельными шипиками поверхностью, а у *C. mongolicum* крыло вздутое, по краю крупнозубчатое со слабоморщинистой почти гладкой поверхностью с крупными шипиками (табл. III, *4, 5*).

5. *C. mongolicum* Johnst. 1952, J. Arnold. Arb. 33 : 74.

Описан из Монголии. Тип: «Outer Mongolia: Daying Gol, dry hills at 5500 ft. alt., 1925, R. W. Chaney, 195» (GH).

В горных степях и на опустыненных щебнистых и каменистых склонах холмов. Встречается в Монголии (рис. 1, *5*), указывается для Китая (Ge-ling et al., 1995) в провинции Синьцзян. Ошибочно приводился для Сибири (Красноборов, 1984; Шауло, 1989; Овчинникова, 1997). Растения из Тувы описываются нами как новый вид *C. tuvinicum* Ovczinnikova. На основании строения соцветия, цветка и признаков эремов мы выделяем его в самостоятельный ряд *Tuvinica* Ovczinnikova.

Ser. 2. Tuvinica Ovczinnikova ser. nov.

Racemus fructifer capitatus, 2—3 cm in diam. Stamina e corolla vix exserta.

Typus: *C. tuvinicum* Ovczinnikova.

Плодущая кисть головчатая, 2—3 см в диам. Тычинки слабо·выставляющиеся из венчика.

Тип: *C. tuvinicum* Ovczinnikova.

6. C. tuvinicum Ovczinnikova sp. nov. — *C. mongolicum* auct. non Johnst.: Красноборов, 1984, Опред. раст. Тув. АССР : 193; Шауло, 1989. Редкие и исчез. виды раст. Тув. АССР : 36; Овчинникова, 1997, Фл. Сибири, 11 : 154.

Plantae perennes, rhizomatis crassis nigris, caudicis ramos 3—4 ad 5 cm longos, apice squamis (foliorum anni praecedentis residuis) tectos, rosulis 1—2 foliorum viridium terminatos emittentibus. Folia rosulantia anguste linearia, plus minusve acutiuscula, 4—8 cm longa, 5—7 mm lata, polisa pilis dimorphis: setis nempe rigidissimis strictis flavido-viridiusculis 1—2 mm longis, tuberculis crassis suffultis assidentis et setulis minutis albis strictis tenuibis 0.05—0.1 mm longis interjectis tecta. Caules floriferi 10—13 cm alti, simplices, patenter rufulo-setosi, angulati, ad inflorescentiam foliosi. Folia caulina anguste lanceolata, 2.0—2.5 cm longa, 3 mm lata. Racemus capitatus, 2—3 cm in diam. Calyx rufulo-pilosus, lobis lanceolatis acutiusculis 5.2—7.0 mm longis. Corolla pallide violacea (in sicco crocea), 7.5—10.0 mm longa, tubo angusto 6.5—7.0 mm longo, sursum dilatato, dentibus obtusiusculis, margine undulatis (0.8)1.0—1.3 mm longis. Antherae 1.3—1.5 mm longae, e corolla vix exsertae. Stigma in corolla absconditum. Eremi 3.2—3.8 mm longi, griseolo-brunnei, plicati. Ala dorsum totum ambiens, ventricosa, 2.5—3.3 mm longa, ca 1 mm alta, rugosa, regulariter spinulosa, disco 1.5—2.5 mm longo, bene conspicuo, marginis laminis bene distinctis, crassis, asperulo-lanatis, carina ventrali lata. Cicatrix ovalis 1.0—1.3 mm longa.

Typus: «Tuva. Sajan occidentalis, jugum Kurtuschibense, in vicinis (4 km ad occidentem) a praedio pecuario Semiozerskaja, declive austro-occidentale; steppa lapidosa variiherboso-koeleriosa, 14 VI 1980, N 2465, D. Schaulo, M. Danilov (LE, iso — NS).

A f f i n i t a s. A *C. mongolico* Johnst. corollis pallide violaceis, staminibus vix exsertis et eremo alieno differt.

D i s t r i b u t i o: Tuva, Mongolia (рис. 1, *б*).

Многолетники с толстыми черными корневищами, дающими на верхушке 3—4 ветки каудекса до 5 см дл., покрытые чешуями (остатками прошлогодних листьев). Каждая ветвь заканчивается 1—2 розетками зеленых листьев. Листья прикорневых розеток узколанцетные, более или менее островатые, 4—8 см дл., 5—7 мм шир., покрытые двумя типами волосков: очень жесткими торчащими желтовато-зеленоватыми длинными (1—2 мм) щетинками, сидящими на толстых бугорках, и мелкими (0.05—0.1 мм) тонкими торчащими белыми щетиночками, расположенными между ними. Цветоносные стебли 10—13 см выс. простые, отстояще рыжеватощетинистые, ребристые, до соцветия облиственные. Стеблевые листья узколанцетные, 2.0—2.5 см дл., 3 мм шир. Кисть головчатая, 2—3 см в диам. Чашечка рыжеватоволосистая с островатыми ланцетными долями 5.2—7.0 мм дл. Венчик бледно-фиолетовый (при высыхании шафрановый), 7.5—10.0 мм дл., с узкой трубкой 6.5—7.0 мм дл., наверху расширяющийся. Зубцы венчика туповатые, по краю волнистые, (0.8)1.0—1.3 мм дл. Пыльники 1.3—1.5 мм дл., слабо выставляющиеся из венчика. Рыльце спрятано внутри венчика. Эремы 3.2—3.8 мм дл., серовато-коричневые, складчатые. Крыло охватывает всю спинную площадку, вздутое, 2.5—3.3 мм дл., около 1 мм выс., морщинистое, равномерно шипиковатое. Диск 1.5—2.5 мм дл., отчетливо виден. Пластины оторочки хорошо выраженные, толстые, шероховато-шерстистые. Брюшной киль широкий. Цикатрикс овальный, 1.0—1.3 мм дл. (табл. I, *5, 6*; II, *6*; III, *6*).

Т и п: «Тува, Западный Саян, Куртушибинский хребет, окрестности Семиозерской скотобазы, в 4 км к западу, высота 760 м над ур. м., юго-западный склон, каменистая разнотравно-тонконоговая степь, 14 VI 1980, № 2465, Д. Шауло, М. Данилов» (LE, изо — NS).

П а р а т и п ы (paratypi). Тува, Танну-Ола, перевал Хандак-Ажик, 30 VI 1915, А. Тугаринов; Тува, Пий-Хемский р-н, Западный Саян, Уюкский хребет, окрестности с. Сесерлиг, южный склон, каменистая разнотравно-злаковая степь, № 416, 18 VI 1986, Д. Шауло, Е. Щенникова; там же, выходы скальных пород, № 74, 20 V 1987; Д. Шауло; Тува, Пий-Хемский р-н, Западный Саян, Куртушибинский хребет, окрестности пос. Шивилиг, южный склон, выходы скальных пород, разнотравная плаунковая степь, № 508, 29 V 1988, Д. Шауло, И. Шауло; Западная Монголия, Монгольский Алтай, бассейн р. Их-Джергалант (правый приток р. Булган). 1—15 км на северо-запад от пос. Булган Баян-Улэгэйского аймака, № 2274, 27 VII 1988, Р. Камелин и др.

Р о д с т в о. От *C. mongolicum* Johnst. отличается бледно-фиолетовыми, а не синеватыми венчиками со слабо торчащими тычинками (а не высовывающимися на 2 мм вверх) и признаками эремов (табл. I, *3—6*).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Тува, Монголия (рис. 1, *б*).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *CRANIOSPERMUM*

1. Крыло эрема сдвинуто по спинке в верхнюю часть, нижняя часть спинки свободная, видимая. Тычинки мало выставляющиеся из венчика. Пыльники мелкие, до 1.3 мм дл. Венчик светло- или темно-фиолетовый . . . . 2.

\+ Крыло охватывает всю спинную площадку эрема. Тычинки заметно или очень сильно, на 2—3 мм, выставляющиеся из венчика. Пыльники крупнее. 1.3—2.3 мм дл. Венчик лиловый или синеватый. (Sect. *Diploloma*) . . . . 3.

2. Дерновинки рыхлые, развалистые, благодаря более длинным ветвям корневища. Листья розеток и стеблей продолговато-ланцетные, опушенные длинными жестковатыми перекрученными волосками. Крыло эрема вздутое, бумажистое, с ровным краем, закрывающее поверхность диска . . . . 1. *C. subvillosum*.

\+ Дерновинки плотные. Листья розеток и стеблей более узкие, ланцетные или почти линейные, опушенные длинными мягкими спутанными волосками. Крыло эрема невздутое, кожистое, с мелкозубчиковым краем. Диск хорошо виден. Пластины оторочки слабо заметные . . . . 2. *C. canescens*.

3. Растения опушены рыжеватыми мягкими короткими прижатыми густо расположенными волосками, образующими войлочек. Венчик с широкой трубкой, без бугровидного вздутия в зеве. Зубцы венчика ровные, 2.5 мм дл. Пыльники крупные, до 2.3 мм дл., на широких плоских тычиночных нитях . . . . . 3. *C. subfloccosum*.

\+ Растения опушены жесткими торчащими длинными щетинками, сидящими на толстых бугорках, и мелкими щетинками, густо расположенными между ними. Венчик с узкой трубкой, наверху расширяющийся с бугровидными вздутиями в зеве. Зубцы венчика по краю волнистые. 1—2 мм дл. Пыльники 1.1—1.6 мм дл., на тонких нитях . . . . . 4.

4. Плодущие кисти головчатые, 2—3 см в диам. Тычинки слабо выставляющиеся из венчика. Крыло эрема кожистое, с ровным краем. Пластины оторочки ясно выражены, широкие, шероховато-шерстистые . . . . . 6. *C. tuvinicum*.

\+ Плодущие кисти удлиненные, тесно сближенные, образующие щитковидную метелку 3—9 см дл. Тычинки превышают венчик на 2—3 мм. Крыло эрема хрящевидное, с зубчатым краем. Пластины оторочки не выражены . . . . . 5.

5. Двулетние монокарпические растения, 15—20 см выс., с одной плотной розеткой листьев. Соцветие — длинная, 5—9 см, щитковидная метелка с очень густыми кистями. Крыло эрема слабо вздутое с зубчатым краем и струйчато-морщинистой поверхностью . . . . . 4. *C. echioides*.

\+ Густодерновинные многолетники, 3—12 см выс. Соцветие компактное, 3—5 см дл., лишь при плодоношении удлиняющееся. Крыло эрема вздутое с крупнозубчатым краем и со слабо морщинистой почти гладкой с крупными шипиками поверхностью . . . . . 5. *C. mongolicum*.

Работа выполнена при финансовой поддержке интеграционного гранта «Структурно-динамическая организация и методология устойчивого использования биологического разнообразия Сибири» СО РАН № 97-17.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян Е. М. Морфология микроспор бурачниковых // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР. 1956. Т. 10. С. 7—66.

Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Семя. Л., 1990. 204 с.

Ганиев Ш. Род *Craniospermum* Lehm. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1986. Т. 8. С. 144.

Голоскоков В. П. Черепоплодник — *Craniospermum* Lehm. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1964. Т. 7. С. 253—255.

Григорьев В. Р. Метод анализа морфологического строя и его данные к построению системы семейства бурачниковые (*Boraginaceae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Орджоникидзе, 1964. 19 с.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 443 с.

Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М., 1996. 136 с.

Каден Н. Н., Закалюкина Т. П. Морфология гинецея и плода бурачниковых и губоцветных // Вестн. МГУ. 1965. Т. 6. № 3. С. 31—41.

Красноборов И. М. Род *Craniospermum* Lehm. — Черепоплодник // Определитель растений Тувинской АССР. Новосибирск, 1984. С. 193.

Крестовская Т. В., Васильева И. М. Морфология плодов видов *Betonica* и *Stachys* (секции *Eriostachys*, *Calostachys*, *Stachyotypus*) (*Lamiaceae*) и ее значение для систематики // Бот. журн. 1998а. Т. 83. № 11. С. 1—12.

Крестовская Т. В., Васильева И. М. Морфология плодов видов рода *Stachys* (секции *Olisia, Chilostachys, Chamaesideritis, Zietenia, Amblia*) (*Lamiaceae*) и ее значение для систематики // Бот. журн. 1998б. Т. 83. № 12. С. 12—20.

Литвинов Д. И. Библиография флоры Сибири. СПб., 1909. 460 с.

Николаевская Т. С., Петрова Л. Р. Структура перикарпия зерновки и цветковых чешуй злаков. Л., 1989. 88 с.

Овчинникова С. В. *Craniospermum* Lehm. — Черепоплодник // Флора Сибири: *Pyrolaceae*—*Lamiaceae* (*Labiatae*). Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 154—155.

Павлов Н. В. Флора Центрального Казахстана. Двудольные: спайнолепестные. М.; Л., 1938. Ч. 3. 430 с.

Попов М. Г. Черепоплодник — *Craniospermum* Lehm. // Флора СССР. М.; Л., 1953. Т. 19. С. 531—536.

Смирнова С. А. Значение карпологических признаков в систематике семейств бурачниковых, губоцветных и вербеновых // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 2. С. 84—89.

Смирнова С. А., Каден Н. Н. Применение цифрового политомического ключа для определения родов сорных бурачниковых СССР по плодам // Вестн. МГУ. 1977. № 4. С. 30—37.

Федосеева А. И. К анатомо-карпологической характеристике сем. *Boraginaceae* // Тр. Воронеж. гос. ун-та. 1935. Т. 7. С. 43—67.
Федосеева А. И. Некоторые вопросы систематики бурачниковых в свете данных микрокарпологии // Изв. Воронеж. отд-ния бот. о-ва. 1963 (1963). С. 86—92.
Шауло Д. Н. Черепоплодник монгольский // Редкие и исчезающие виды растений Тувинской АССР. Новосибирск, 1989. С. 36—37.
Bretschneider E. M. D. History of European botanical discoveries in China. London, 1898. Vol. 2. C. 625—1168.
Ge-ling Z., Riedl H., Kamelin R. Boraginaceae Juss. // Flora of China. Beijing, 1995. Vol. 16. C. 329—427.
Heywood V. Scanning microscopy and microcharacters in the fruit of *Umbelliferae* Caucalidae // Proc. Linn. Soc. London, 1969. N 179. P. 287—289.
Lehmann J. G. C. Plantae e Familia Asperifoliarum nuciferae. Berolini, 1818. 478 p.
Wojciechowska B. Morphology and anatomy of fruits and seeds in the family *Labiatae* particulae with respect to medical species // Monographiae botanicae. Warszawa, 1966. N 21. P. 3—244.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 30 III 1998

SUMMARY

A taxonomical survey of the genus *Craniospermum* is given. The main morphological characters of the erems and erem surface structure was studied for the first time using scanning electron microscopy. The genus system is drawn up using the pericarp surface as a diagnostic feature at the section level. A new section, 2 subsections, 2 new series are established, new species *C. tuvinicum* is described. Data on the ecology of all taxa is presented. The map of distribution ranges are given for all 6 species.

УДК 582. 998

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 12

© О. В. Чернева

КОНСПЕКТ ВИДОВ СЕКЦИЙ *STENOCEPHALAE* И *JURINEA* РОДА *JURINEA* (*ASTERACEAE*)

O. V. TSCHERNEVA. SYNOPSIS OF THE SPECIES OF SECTIONS *STENOCEPHALAE* AND *JURINEA* FROM GENUS *JURINEA* (*ASTERACEAE*)

Представлен критический обзор видов секций *Stenocephalae* и *Jurinea* рода *Jurinea*. Уточнены состав и границы секций, дополнены их описания, что позволяет оценить разнообразие видов секций и особенности их географического распространения.

Ключевые слова: *Jurinea*, Кавказ.

Продолжаем публикацию критической ревизии рода *Jurinea* Cass. (Чернева, 1998а, б, 1999а, б). Настоящая работа включает в себя критический обзор видов секций *Stenocephalae* и *Jurinea* рода *Jurinea* Cass.

Исследование основано на изучении обширного гербарного материала главным образом из коллекций Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), где хранятся типы и изотипы большинства видов рода, и литературных источников. В результате исследования уточнены границы и дополнены описания секций, проанализированы структуры секций, для каждого вида указаны первоописания, основные синонимы, сведена основная литература по виду, указан тип по протологу и место его хранения, выделены лектотипы, когда этого требовали правила международной номенклатуры, указано географическое распространение, приведены во многих случаях необходимые примечания.

Секция *Stenocephalae* Benth.

1873, in Benth. et Hook. fil. Gen. Pl. 2, 1 : 473, p. p.; Черн. 1994, Бот. журн. 79, 5 : 123. — *Jurinea* sect. *Floccosae* (Sosn.) Iljin, 1962, Фл. СССР, 27 : 600. — *Jurinea* sect. *Platycephalae* Benth. subsect. *Floccosae* Sosn. 1926, Журн. Русск. бот. общ. 11, 1—2 : 195.

Корзинки одиночные на верхушках ветвей, многоцветковые. Обертки бокальчатые или ширококонические. Листочки обертки многорядные, большей частью в 5—7 рядах, плотно прижатые, постепенно коротко заостренные в травянистозеленые, с остистым остроконечием, обычно отогнутым наружу, придатки. Семянки продолговатые, четырехгранные, слегка суженные к основанию, голые, гладкие, наверху с хорошо выраженной равнозубчатой коронкой. Венчики все вверх торчащие. Щетинки хохолка короткоперистые, у основания сросшиеся в хорошо выраженное утолщенное кольцо. Стебли многочисленные, прутьевидно ветвистые, обычно облиственные до самой корзинки. Каудекс многоглавый, ветви его одревесневшие, с жесткими остатками черешков старых листьев и густым клочковатовойлочным опушением в их пазухах. Листья прикорневые и нижние стеблевые отличаются от стеблевых, черешковые, тонкокожистые, плоские, перистораздельные или перисторассеченные, реже цельные, стеблевые сидячие, плотнокожистые, цельные или малозубчатые, линейные, на верхушке с мозолистым утолщением, с завернутым вниз краем.

Лектотип: (Чернева, h. l.): *J. elegans* (Stev.) DC.

1. *J. elegans* (Stev.) DC. 1838, Prodr. 6 : 675; Шхиян, 1952, Фл. Грузии, 8 : 447; Исаев, 1961, Фл. Азерб. 8 : 376; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27 : 601; Черн. 1994, Бот. журн. 79, 5 : 123. — *Serratula elegans* Stev. 1813, Mem. Soc. Nat. Moscou, 4 : 101.

Описан из Азербайджана. Тип: «In glareosis Caucasi orientalis ubi amnis Gogtshaj promontorio medio exit, sub pago Dshanac bulac, (1810) Stev.» (Herb. Bieb. LE).

Грузия (юго-вост.), Азербайджан (все районы, кроме северных и Нахичеванской АО республики).

2. *J. armeniaca* Sosn. 1920, Вестн. Тифл. бот. сада, 49 : 31; Исаев, 1961, Фл. Азерб. 8 : 376; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27 : 600; Черн. 1994, Бот. журн. 79, 5 : 123. — *J. elegans* auct. non DC.: Шхиян, 1995, Фл. Арм. 9 : 274.

Описан из Армении. Лектотип (Чернева, 1994): «Мегри, 6/18 VI 1890, № 332, Радде» (LE).

Армения (юго-вост.), Азербайджан (Нахичеванская АО республики).

Хорошо дифференцированный вид, отличающийся от *J. elegans* не только количественными признаками (Шхиян, 1995 : 274), но и формой листьев, корзинки, характером опушенности, отклоненностью и длиной остроконечий листочков обертки.

Секция *Jurinea*

Ильин, 1962, Фл. СССР, 27 : 672. — Sect. *Platycephalae* Benth. subsect. *Lyratae* Sosn. 1926, Журн. Русск. бот. общ. 11, 1—2: 195. — Sect. *Platycephalae* Benth. subsect. *Alatae* Sosn. 1926, там же: 198.

Корзинки на верхушках ветвей или веточек одиночные, многоцветковые. Обертки полушаровидные. Листочки обертки многорядные, обычно в 6—8 рядах, узколанцетные, заостренные, обычно после плодоношения все резко наружу отогнутые. Семянки обратнопирамидальные, четырехгранные, голые, гладкие, блестящие, мелкие, 3—4 мм дл., на верхушке с мелкозубчатой коронкой. Венчики все вверх торчащие, 12—21 мм дл. Щетинки хохолка короткобородавчатые, снежно-белые, у основания сросшиеся в хорошо заметный валик, образующий колечко. Стебли от основания ветвистые или ветвистые в верхней половине, иногда ветви расположены

в пазухах листьев почти от основания стебля, ветви удлиненные, косо вверх торчащие. Прикорневые и нижние стеблевые листья крупные, лировидные, стеблевые — сильно уменьшенные, цельные, цельнокрайные. Крупные чертополохоподобные растения.

Тип: *J. alata* (Desf.) Cass. — тип рода.

1. *J. alata* (Desf.) Cass. 1822, Dict. Sci. Nat. 24:288; Шхиян, 1952, Фл. Грузии, 8:448; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27:673; Черн. 1994, Бот. журн. 79, 5:124. — *Serratula alata* Desf. 1815, Tabl. l'Ecole Bot. Jard. Roe (Paris). ed. 2:108.

Описан по растениям неизвестного происхождения, выращенным в Парижском ботаническом саду. Тип (P, изотип — LE).

Россия (Кавказ: Зап. Кавказ — вост., юго-вост.; Центр. Кавказ — зап.), Грузия (сев.-зап.).

2. *J. spectabilis* Fisch. et Mey. 1837, Index Sem. Hort. Bot. Petropol. 4:39; Fisch. et Mey. ex Hohen. 1833, Bull. Soc. Nat. Moscou, 6:252, nom. nud.; Trautv. 1873, Acta Horti Petropol. 2, 2:557, var. *monocephala* Trautv. incl.; Исаев, 1961, Фл. Азерб. 8:377; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27:674; Черн. 1994, Бот. журн. 79, 5:124; Шхиян, 1995, Фл. Армении, 9:275. — *J. grossheimii* Sosn. 1930, Тр. по геобот. обслед. пастбищ Азерб., сер. В. Летние пастбища, 30:90, табл. 8; Исаев, 1961, Фл. Азерб. 8:377.

Описан из Азербайджана по материалам из Шуши и Гянджи (Кировабад). Лектотип (Hohenacker, 1833): «In locis saxosis provinciae Karabagh, circa munimentum Schusha, R. Hohenacker» (LE).

Армения (юг, юго-вост.), Азербайджан (юго-вост., Нахичеванская АО республики).

В протологе приведены два местонахождения. В работе Hohenacker (1833 : 252) указано, что название, данное виду Ф. Б. Фишером и К. А. Мейером (in litt.), в его работе относится только к экземпляру, собранному им из Шуши. В гербарии нет ни одного экземпляра из района Гянджи (Кировобада), да и сборами за эти годы местонахождение вида из района Кировобада (Гянджи) не подтверждается.

3. *J. ruprechtii* Boiss. 1875, Fl. Or. 3:573; Ильин, 1962, Фл. СССР, 27:676; Черн. 1994, Бот. журн. 79, 5:124.

Описан из Дагестана. Тип: «In regione alpina Daghestaniae, 30 VI 1861, Rupr.» (LE).

Россия (Кавказ: Вост. Кавк. — вост., центр.).

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 97-04-49832).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ильин М. М. Наголоватка — *Jurinea* Cass. // Флора СССР. М.; Л., 1962. Т. 27. С. 538—704.

Чернева О. В. Критический обзор видов секций *Corymbosae* Benth. и *Suffrutices* Iljin рода *Jurinea* Cass. (*Asteraceae*) // Новости сист. высш. раст. 1998а. Т. 31. С. 250—256.

Чернева О. В. Конспект видов секций *Stechmannia* и *Derderia* рода *Jurinea* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1998б. Т. 83. № 9. С. 98—105.

Чернева О. В. Конспект видов секций *Olgae, Nanae, Pendentiflorae* рода *Jurinea* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1999а. Т. 84. № 8. С. 112—119.

Чернева О. В. Критический обзор видов секции *Neobellae* Nemirova рода *Jurinea* Cass. (*Asteraceae*) // Новости сист. высш. раст. 1999б. Т. 32. С. 170—178.

Шхиян А. С. Наголоватка — *Jurinea* Cass. // Флора Армении. Koeltz Scientific Books. 1995. Т. 9. С. 271—277.

Hohenacker R. Fr. Enumeratio planarum in territorio Elisabethopolensi et in provincia Karabach // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1833. T. 6. P. 210—261.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 II 2000

УДК 582.998 Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 12

© А. Н. Сенников

КОНСПЕКТ РОДА *SONCHUS* (*ASTERACEAE*) ФЛОРЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ГОСУДАРСТВ

A. N. SENNIKOV. SYNOPSIS OF THE GENUS *SONCHUS* (*ASTERACEAE*) IN RUSSIA AND ADJACENT COUNTRIES

Даны критический конспект и ключ для определения видов рода *Sonchus* L. флоры России и сопредельных государств, прежде входивших в состав СССР. Впервые указано распространение нового для ряда стран вида *Sonchus nymanii*.

Ключевые слова: *Sonchus*, систематика, номенклатура, типификация, Россия, географическое распространение, ключ для определения.

Критический конспект рода *Sonchus* L. флоры России и сопредельных государств, прежде входивших в состав СССР, учитывает все таксоны, указываемые для территории бывшего СССР (Кирпичников, 1964а; Czerepanov, 1995). Приводимый краткий конспект написан для планируемого выпуска «Флоры России», ниже дан ключ для определения видов. В тех случаях, когда рассматриваемые таксоны были типифицированы, приводится их тип. Распространение видов указывается по странам, прежде входившим в состав СССР (в пределах России в некоторых случаях также по регионам), с краткой характеристикой общего ареала.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *SONCHUS* ФЛОРЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ГОСУДАРСТВ

1. Растения однолетние или двулетние. Корзинки мелкие (10—12 мм дл.), язычки цветков обычно короткие (4—6, реже 8 мм дл.). Семянки сплюснутые, с почти равными ребрами. . . . . 2.
\+ Растения многолетние. Корзинки более крупные (10—18 мм дл.), язычки цветков обычно более длинные (7—12 мм дл.). Семянки угловатые, с 2 или 4 сильно увеличенными ребрами . . . . 4.
2. Семянки бурые, уплощенные, в поперечном сечении эллиптические, со слабо выделяющимися ребрами, морщинистые. Листья лировидные или лировидно-рассеченные, с крупной треугольной конечной долей и заостренными ушками, по краю с короткими шипиковидными зубцами . . 1. *S. oleraceus*.
\+ Семянки красно-коричневые, сильно сплюснутые, в поперечном сечении ланцетные, с 8 отчетливо выступающими узкими ребрами, почти гладкие. Листья обратнояйцевидно-ланцетные, цельные или коротколопастные, с некрупной конечной долей и закругленными ушками, по краю с более-менее длинными шипиковидными зубцами . . . . 3.
3. Растения всегда однолетние. Листья мягкие, зеленые, цельные или слабовыемчатые, слегка колючие . . . . 2. *S. asper*.
\+ Растения двулетние. Листья жесткие, сизовато-зеленые, выемчато-лопастные, сильно колючие . . . . 3. *S. nymanii*.
4. Семянки светло-желтые, в поперечном сечении ромбические, с наиболее крупными, сильно выступающими 4 ребрами . . . . 5.
\+ Семянки в поперечном сечении угловато-эллиптические, с 12 выступающими ребрами, из которых 2 боковых несколько более крупные . . . . 7.
5. Некрупные растения 40—80 см выс. Листья мелкозубчатые или почти цельные, с мелкими закругленными или слабо отогнутыми ушками. Семянки почти гладкие, с сильно увеличенными 4 и редуцированными 4-8 ребрами. Соцветие всегда без железистых волосков . . . . . 7. *S. maritimus*.
\+ Очень крупные (до 2 м выс.) растения с большим количеством корзинок в общем соцветии, обильно покрытом железистыми волосками, реже без них. Листья перистораздельные или струговидные, с крупными стреловидными ушками. Семянки сильно морщинистые, с 12 почти равными ребрами . . . . 6.
6. Общее соцветие обильно покрыто железистыми волосками. Широко распространенный вид . . . . 5. *S. palustris*.
\+ Общее соцветие без железистых волосков. Растение Грузии . . . . 6. *S. sosnovskyi*.
7. Общее соцветие полностью без железистых волосков . . . . 8.
\+ Общее соцветие или только корзинки с железистыми волосками . . . . 9.
8. Корзинки нередко с обильным белым войлочком в основании. Наружные листочки обертки широкие (1.5—3 мм шир.) . . . . 4. *S. arvensis* subsp. *brachyotus*.
\+ Наружные листочки обертки более узкие (до 1.5 мм шир.). Корзинки слабо войлочные в основании . . . . 4. *S. arvensis* subsp. *arvensis* var. *glabrescens*.
9. Листочки обертки узкие (до 1.5—2 мм шир.), общее соцветие из многочисленных мелких корзинок. Крупное сорное и придорожное растение . . . . 4. *S. arvensis* subsp. *arvensis* var. *arvensis*.

+ Листочки обертки более широкие (1.5—3 мм шир.), общее соцветие из 1—3 крупных корзинок. Низкое растение морских побережий . . . . 4. *S. arvensis* subsp. *arvensis* var. *maritimus*.

Конспект видов рода *Sonchus* флоры России и сопредельных государств

Gen. *Sonchus* L. 1753, Sp. Pl.: 793; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5: 347.

Subgen. 1. *Sonchus*.

Sect. 1. *Sonchus*. — Ser. *Oleracei* Kirp. 1964, Новости сист. высш. раст. 1964: 342, p. p.

Lectotypus (Britton, Brown, 1913: 316): *S. oleraceus* L.

1. *S. oleraceus* L. 1753, Sp. Pl.: 794, p. p., quoad var. a et b; Кирп. 1964, Фл. СССР, 29: 254; Boulos, 1973, Bot. Not. 126, 2: 155; Заиконн. 1989, Фл. европ. части СССР, 8: 115, табл. 15, *1, 2*; Баркалов, 1992, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 6: 412; Ковалевск. 1993, Опред. раст. Ср. Азии, 10: 143; Назарова, 1995, Фл. Арм. 9: 147.

Lectotypus (Boulos, 1973: 155): Herb. Linn. N 949-6, «*S. oleraceus*» (LINN, photo—IDC 177!). По протологу: «In Europae cultis» (Linnaeus, 1753).

Как рудеральное растение по всей рассматриваемой территории, исключая Арктику, субарктическую зону и северные районы Сибири и Дальнего Востока. Космополитный сорняк.

Sect. 2. *Asperi* Boulos, 1972, Bot. Not. 125, 4: 296.

Typus: *S. asper* (L.) Hill.

2. *S. asper* (L.) Hill, 1769, Herb. Brit. 1: 47; Кирп. 1964, Фл. СССР, 29: 256; Boulos, 1973, Bot. Not. 126, 2: 164; Заиконн. 1989, Фл. европ. части СССР, 8: 115, таб. 15, 3; Баркалов, 1992, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 6: 413; Ковалевск. 1993, Опред. раст. Ср. Азии, 10: 143; Назарова, 1995, Фл. Арм. 9: 145, таб. 50. — *S. oleraceus* L. var. *asper* L. 1753, Sp. Pl.: 794. — *S. eryngiifolius* Sosn. 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 14: 71.

Lectotypus (Boulos, 1973: 164): Herb. Linn. N 949-8 (LINN, photo—IDC 177!). По протологу: «In Europae cultis» (Linnaeus, 1753).

Распространение: как у *S. oleraceus*. Космополитный сорняк.

3. *S. nymanii* Tin. et Guss. 1844, in Guss. Fl. Sic. Syn. 2: 860; Czer. 1995, Vasc. Pl. Russia a. Adjac. Stat.: 100. — *S. glaucescens* Jord. 1847, Obs. Pl. Crit. 5: 75. — *S. asper* (L.) Hill subsp. *glaucescens* (Jord.) Ball, 1878, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 16: 548; Boulos, 1973, Bot. Not. 126, 2: 165.

Описан из Италии. Тип неизвестен.

Распространение: Россия (Воронежская, Саратовская, Самарская, Волгоградская области, Предкавказье), Украина (Харьковская, Одесская, Днепропетровская и Крымская области), Грузия, Армения, Азербайджан, Казахстан, Киргизия, Таджикистан, Туркмения. Ранее данный вид указывался только для Туркмении (см. Черепанов, 1981; Czerepanov, 1995).

Subgen. 2. *Origosonchus* Boulos, 1972, Bot. 125, 4: 299, emend. Sennik. h. l. — Subgen. *Sonchus*: Boulos, 1972, Bot. Not. 125, 4: 294, p. p.

Typus: *S. schweinfurthii* Oliv. et Hiern.

Подрод *Origosonchus* в первоначальном понимании включал в себя только африканские виды. Мы считаем возможным перенести в этот подрод виды секций *Arvenses* и *Maritimi*, отнесенные L. Boulos (1972) к подроду *Sonchus*. Виды указанных секций очень близки по строению семянок к африканским и сильно отличаются от видов типовой секции и секции *Asperi*.

Sect. 3. *Arvenses* (Schchian ex Kirp.) Boulos, 1972, Bot. Not. 125, 4 : 297. — Ser. *Arvenses* Schchian ex Kirp. 1964, Новости сист. высш. раст. 1964 : 343.

Typus: *S. arvensis* L.

4. *S. arvensis* L. 1753, Sp. Pl. : 793; Кирп. 1964, Фл. СССР, 29 : 249, quoad f. *arvensis*; Boulos, 1973, Bot. Not. 126, 2 : 180, quoad subsp. *arvensis*; Заиконн. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 115, quoad subsp. *arvensis*; Баркалов, 1992, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 6 : 411, s. str.; Ковалевск. 1993, Опред. раст. Ср. Азии, 10 : 143; Назарова, 1995, Фл. Арм. 9 : 147, p. p.; Цвелев, 2000, Опред. сосуд. раст. Сев.-Зап. России : 651.

Lectotypus (Boulos, 1973 : 180): Herb. Linn. N 949-5 (LINN, photo—IDC 177!). По протологу: «In Europae agris argillosis» (Linnaeus, 1753).

S. arvensis subsp. *arvensis*
S. arvensis subsp. *arvensis* var. *arvensis*

Встречается как рудеральное и сегетальное растение и апофит по всей рассматриваемой территории, но к востоку от Урала становится очень редок и малочислен.

S. arvensis subsp. *arvensis* var. *maritimus* Wahlenb. 1826, Fl. Suec. 2 : 483. — *S. arvensis* f. *maritimus* (Wahlenb.) Rupr. 1845, Beitr. Fl. Russ. Reich, 2 : 45; Кирп. 1964, Фл. СССР, 29 : 251. — *S. humilis* Orlova, 1964, Новости сист. высш. раст. 1964 : 344; Шляк. 1970, Новости сист. высш. раст. 1969 : 204; Заиконн. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 115; Цвелев, 2000, Опред. сосуд. раст. Сев.-Зап. России : 651. — *S. arvensis* subsp. *humilis* (Orlova) Tzvel. 2000, Новости сист. высш. раст. 32 : 185.

Описан из Швеции. Тип неизвестен.

Распространение: побережья Белого и Балтийского (Финляндия, Латвия, Эстония, острова Финского залива в России) морей; сходные формы встречаются и в других частях ареала *S. arvensis* s. l.

S. arvensis subsp. *arvensis* var. *glabrescens* Guenth., Wimm. et Grab. 1824, Enum. Stirp. Phan. Siles. : 127. — *S. uliginosus* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 238; Цвелев, 2000, Опред. сосуд. раст. Сев.-Зап. России: 651. — *S. arvensis* var. *uliginosus* (Bieb.) Trautv. 1866, Bull. Soc. Nat. Moscou, 39, 1, 2 : 388. — *S. arvensis* subsp. *uliginosus* (Bieb.) Nym. 1879, Consp. Fl. Europ. : 433; Boulos, 1973, Bot. Not. 126, 2 : 181; Заиконн. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 115; Баркалов, 1992, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 6 : 412, in adnot.; Назарова, 1995, Фл. Арм. 9 : 147, in adnot. — *S. ketzkhovelii* Schchian, 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 71, рис. 5. — *S. arvensis* f.. *glabrescens* (Guenth., Wimm. et Grab.) Kirp. 1964, Фл. СССР, 29 : 251.

Описан из Польши. Тип неизвестен.

Встречается по всей рассматриваемой территории. Широко распространенный в северном полушарии сорняк и апофит.

Эта разновидность изменчива как в отношении формы и степени рассеченности листьев, так и в отношении размеров и ширины листочков обертки. У изученных гербарных экземпляров ширина листочков обертки возрастает по линии северо-запад — юго-восток, приближаясь к признакам subsp. *brachyotus* (DC.) Kitam. На территории северо-запада европейской части России чаще всего встречается совместно с *S. arvensis* var. *arvensis*, с которым связан переходными формами.

S. arvensis subsp. *brachyotus* (DC.) Kitam. 1956, Mém. Coll. Sci. Univ. Kyoto, Ser. B, 23, 1 : 148. — *S. brachyotus* DC. 1838, Prodr. 7 : 186; Boulos, 1973, Bot. Not. 126, 2 : 182; Czer. 1995, Vasc. Pl. Russia a. Adjac. Stat. : 100. — *S. arvensis* f. *brachyotus* (DC.) Kirp., 1964, Фл. СССР, 29 : 253. — *S. arenicola* Worosch. 1965, Бюлл. Главн. бот. сада, 60 : 43; Баркалов, 1992, Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 6 : 410.

Lectotypus (Sennikov, h. l.): «In salsis Dahuriae, 1831», N. Turczaninow; «M[isit] Turczaninof 1833» sub nom. «*Sonchus uliginosus* MB.» (G-DC, photo!). Isolectotypi (2): «In salsis Dahuriae, 1831», N. Turczaninow, sub nom. «*Sonchus uliginosus* MB.» (LE), «Dahuriae 1831», N. Turczaninow, «Acc. a D[r]. Turczaninow 1833», sub nom. «*Sonchus uliginosus* L.», «Herb. Meyer» (LE). По протологу: «In campestribus et cultis Sibiriae Altaicae (Ledeb.) et in salsis Dahuriae (Turcz.)» (Candolle, 1838).

Распространение: Казахстан (центр. и вост. районы), Зап. и Вост. Сибирь (южные районы к востоку от Алтая), Дальний Восток. Основной ареал подвида — Центральная, Восточная и Юго-Восточная Азия. Для Казахстана приводится впервые.

Примечание. Мы выбираем новый лектотип взамен выбранного L. Boulos (1973 : 182): «Prope Jakutiam legit cl. N. Sczucin 1830, Turcz[aninow]», sub nom. «Sonchus sczucinianus mihi» (G-DC, photo!, дубликаты — LE), ошибочно процитированного как «Tukutiam, Turczaninov». Этот образец не цитируется в протологе *S. brachyotus* и соответственно не является частью первоначального материала.

Sect. 4. *Maritimi* (Kirp.) Boulos, 1972, Bot. Not. 125, 4 : 296. — Ser. *Maritimi* Kirp. 1964, Новости сист. высш. раст. 1964 : 343.
Typus: *S. maritimus* L.

5. *S. palustris* L. 1753, Sp. Pl. : 793; Кирп. 1964, Фл. СССР, 29 : 247; Boulos, 1973, Bot. Not. 126, 2 : 177; Заиконн. 1989, Фл. европ. части СССР, 8 : 115; Ковалевск. 1993, Опред. раст. Ср. Азии, 10 : 142; Назарова, 1995, Фл. Арм. 9 : 148. — *S. araraticus* Nasarova et Barsegian, 1983, Бот. журн. 68, 7 : 950; Назарова, 1995, Фл. Арм. 9 : 148, таб. 51.

Lectotypus (Boulos, 1973 : 177): Herb. Linn. N 949-4 (LINN, photo—IDC 177!). По протологу: «In Belgii, Angliae, Galliae, Hungariae pratis paludosis» (Linnaeus, 1753).

Распространение: все государства бывшего СССР, кроме стран Балтии (указывался для Литвы (Заиконникова, 1989), но, по-видимому, необоснованно (Gudžinskas, 1999)) и Молдавии; в России отсутствует на севере европейской части, в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Европейско-кавказско-среднеазиатский вид, встречающийся рассеянно в Восточной Европе, на Кавказе и в прилежащих районах Турции и Ирана.

6. *S. sosnovskyi* Schchian, 1949, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 15 : 72; Кирп. 1964, Фл. СССР, 29 : 248; Назарова, 1995, Фл. Арм. 9 : 148. — *S. palustris* L. subsp. *sosnovskyi* (Schchian) Boulos, 1973, Bot. Not. 125, 4 : 296.

Holotypus: «Армения, оз. Севан, Гюнейское побережье, близ Бабаджандара, 29 VII 1927, А. Шелковников, Е. Кара-Мурза» (TBI).

Вид известен только по типовому экземпляру. Повторные поиски в классическом местонахождении не увенчались успехом (Назарова, 1995). Возможно, представляет собой случайную аберрацию *S. palustris*.

7. *S. maritimus* L. 1759, Syst. Nat., ed. 10, 2 : 1192; Boulos, 1973, Bot. Not. 126, 2 : 174. — *S. transcaspicus* Nevski, 1937, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 4 : 293; Кирп. 1964, Фл. СССР, 29 : 245; Ковалевск. 1993, Опред. раст. Ср. Азии, 10 : 142; Назарова, 1995, Фл. Арм. 9 : 150.

Lectotypus (Boulos, 1973 : 174): Herb. Linn. 949-1, «*S. maritimus*» (LINN, photo—IDC 177!). Географическое происхождение оригинального материала в протологе не указано.

Распространение: Узбекистан, Таджикистан, Туркмения, Киргизия. Указывается для южной Украины (Boulos, 1973), Армении (Шхиян, 1949; Назарова, 1995) и Азербайджана (Аскерова, 1961). Средиземноморско-кавказско-среднеазиатский вид с небольшим участком ареала в южной Африке и одним местонахождением в восточной Австралии; ареал вида сильно фрагментирован (Boulos, 1973).

Для территории Армении ранее указывался также *S. tenerrimus* L. (Boulos, 1973), средиземноморский вид с единичными местонахождениями в Западной Азии, Африке, Сев. Америке (Калифорнии), Австралии и Новой Зеландии.

Из рода *Sonchus* мы исключаем вид *S. longifolius* (C. Winkl.) R. Kam. in Kovalevsk. (1993, Опред. раст. Ср. Азии, 10 : 629, 144, non Trev. 1818. — *Mulgedium longifolium* C. Winkl. 1890, Тр. Петерб. бот. сада, 11, 10 : 337. — *Lactuca winkleri* Kirp. 1964, Фл. СССР, 29 : 285, tab. 16, fig. 1. — Typus: «Алтай, р. Большой Карамук, Невесский» (LE!, cum isotypo)) = *Mulgedium tataricum* (L.) DC.

По мнению М. Э. Кирпичникова (1964б) и С. С. Ковалевской (1993), этот вид выделяется среди видов рода *Lactuca* L. s. l. и *Sonchus* семянками, «густо покрытыми очень короткими светлыми волосками» (Кирпичников, 1964б : 285). Изучение типо-

вого образца, собранного во время цветения—отцветания первых цветков, показало, что на незрелых семянках опушение отсутствует. По другим признакам этот образец не отличим от *Mulgedium tataricum*. Отметим, что Кирпичников сближал *M. longifolium* с *M. tataricum*, следуя в этом C. Winkler, впервые описавшему данный вид.

Типификация названия *Sonchus uliginosus* Bieb.

Lectotypus (Sennikov, h. l.): «Ex Tauriâ et circa oppid. Nikolaef ad Hupanin lectus, [Steven]» (LE).

Работа проведена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 97-04-49656 и № 00-15-97818).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аскерова Р. К. Род *Sonchus* L. — Осот // Флора Азербайджана. Баку, 1961. Т. 8. С. 547—550.

Заиконникова Т. И. Род Осот — *Sonchus* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 114—118.

Кирпичников М. Э. Род Осот — *Sonchus* L. // Флора СССР. М.; Л., 1964а. Т. 29. С. 244—260.

Кирпичников М. Э. Род Латук, Салат — *Lactuca L.* // Флора СССР. М.; Л., 1964б. Т. 29. С. 274—317.

Ковалевская С. С. Род *Sonchus* L. — Осот // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Ташкент, 1993. Т. 10. С. 141—144.

Назарова Э. А. Род *Sonchus* L., Осот // Флора Армении. Т. 9. Havlickuv Brod, 1995. С. 144—150.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Шхиян А. С. Обзор кавказских представителей рода *Sonchus* L. // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). 1949. Вып. 15. С. 62—73, таб. 1—8.

Boulos L. Révision systématique du genre *Sonchus* L. s. l. I. Introduction et classification // Bot. Notiser. 1972. Vol. 125. P. 287—305.

Boulos L. Révision systématique du genre *Sonchus* L. s. l. IV. Sous-genre 1. *Sonchus* // Bot. Notiser. 1973. Vol. 126. P. 155—196.

Britton N. L., Brown A. An illustrated flora of the Northern United States; Canada and the British possessions from Newfoundland to the parallel of the Southern Boundary of Virginia, and from the Atlantic Ocean westward to the 102rd meridian. 2nd ed. New York, 1913. Vol. 3. 589 p.

Candolle de A. P. Sonchus L. // Candolle de A. P. Prodromus systematici naturalis regni vegetabilis... Parisiis, 1838. P. 184—191.

Czerepanov S. K. Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). Cambridge, 1995. X + 516 p.

Gudžinskas Z. Lietuvos induočiai augalai. Vilnius, 1999. 211 p.

Linnaeus K. Species plantarum... Holmiae, 1753. 1200 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: sennikov@herb.bin.ras.spb.ru

Получено 25 III 1999

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582(470.333)

© Т. Ю. Браславская

О НАХОДКЕ *WOLFFIA ARRHIZA* (*LEMNACEAE*) В БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

T. Yu. BRASLAVSKAYA. ON A FIND OF *WOLFFIA ARRHIZA* (*LEMNACEAE*) IN BRYANSK REGION

Приводится перечень местонахождений нового для Брянской обл. вида *Wolffia arrhiza* и дается характеристика сообществ с его участием.

Ключевые слова: *Wolffia arrhiza*, Брянская область.

Wolffia arrhiza (L.) Horkel ex Wimm. — представитель рода самых маленьких цветковых растений (0.5—1.2 мм дл., 0.4—1 мм шир.), произрастает в стоячих пресных водах в умеренной и тропической зонах Евразии (Иконников, 1979). На территории европейской части России находки этого вида немногочисленны: он был отмечен в Самарской, Воронежской, Московской, Липецкой областях (Маевский, 1964; Иконников, 1979; Игнатов и др., 1990; Определитель..., 1995).

В августе—октябре 1999 г. при геоботанических исследованиях в пойме р. Нерусса (приток р. Десны, Брянская обл., Суземский р-н) в государственном заповеднике «Брянский лес» и его окрестностях *Wolffia arrhiza* была неоднократно отмечена в старичных озерах. Ниже приводится краткая характеристика района находок и конкретных местонахождений и растительных сообществ с участием вольфии. Названия видов растений даны по С. К. Черепанову (1995), названия синтаксонов — по Ю. П. Федотову (1999).

Большинство находок было сделано на левом берегу р. Нерусса, на территории заповедника к западу от дер. Чухраи (нумерация кварталов и выделов приводится по материалам лесоустройства 1987 г.): в выделах 2, 9 и 14 квартала 101 (4 км к северо-западу от деревни), в выдела 1 квартала 102 (3 км к северо-западу от деревни), в выделе 19 квартал 109 (3.5 км к юго-западу от деревни), в выделе 34 квартал 111 (1.5 км к юго-западу от деревни). Район этих находок относится к нижнему течению р. Нерусса и располагается в 10—15 км от ее устья. Также были сделаны 2 находки на правом берегу, на территории заказника «Неруссо-Севный» в 4 км к югу от дер. Чернь (Березовка) — в выделе 27 квартала 80 Краснослободского лесничества. Этот участок поймы относится уже к среднему течению и находится в 40 км от устья. Географические координаты всех вышеуказанных местонахождений вольфии располагаются в пределах территории, ограниченной на юге 52° 25′ с. ш., на севере 52° 29′ с. ш., на западе 33° 48′ в. д., на востоке 34° 08′ в. д.

Wolffia arrhiza произрастает в постоянных (не пересыхающих летом) старичных озерах, которые приурочены к центральной и притеррасной зонам поймы (пойма р. Нерусса имеет ширину 3—5 км). Размеры озер имеют длину от нескольких десятков метров до 300—400 м, ширину — от 10 до 50 м; глубина во время меженного периода составляет 1—3 м. Здесь развиты сообщества ассоциаций Lemnetum minoris Th. Müller et Görs 1960 и Lemno-Spirodeletum polyrrhizae W. Koch 1954 (класс Lemnetea Tx. 1955), для которых характерно в конце лета общее проективное покрытие травяной растительности почти 100 %. Суммарное проективное покрытие плейстофитов (*Lemna minor* L., *L. trisulca* L., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid., *Wolffia arrhiza*,

Hydrocharis morsus-ranae L., *Stratiotes aloides* L.) составляет около 95 %. В этих сообществах могут присутствовать укореняющиеся гидрофиты с плавающими листьями (*Nuphar luteum* (L.) Smith, *Nymphaea candida* J. Presl.) и гидатофиты (*Ceratophyllum demersum* L.), однако они малочисленны, и их общий вклад в проективное покрытие составляет не более 5 %. Вольфия участвует в сообществах пойменных водоемов иногда как один из доминантов с проективным покрытием до 3—4 баллов по шкале Браун—Бланке (благодаря чему и была сделана первая из находок), иногда — как ассектатор с проективным покрытием от «+» до 1 балла. В последнем случае она обнаруживается только при специальных поисках (отборе и промывке проб из «ковра» плавающих растений). В зоне прибрежных мелководий стариц фрагментарно развиты сообщества ассоциаций Caricetum acutae Tx. 1937 и Glycerietum maximae Hueck 1931 (класс Phragmiti-Magnocaricetea Klika et Novak 1941), в которых доминируют травянистые гелофиты (*Carex acuta* L., *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *Lythrum salicaria* L., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Sparganium erectum* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Sium latifolium* L.), но виды этих сообществ не затеняют поверхности воды на середине водоемов. Территорию поймы вокруг стариц занимают средне- и старовозрастные дубово-ясеневые леса (*Quercus robur* L., *Fraxinus excelsior* L.) с примесью ольхи черной (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) или пойменные луга.

Вероятно, *Wolffia arrhiza* присутствует в Брянской обл. уже давно и лишь вследствие недостаточной изученности растительности водоемов не попадала ранее в поле зрения ботаников.

Собранные образцы вольфии бескорневой хранятся в гербариях Московского государственного университета (MW), Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и заповедника «Брянский лес».

В заключение благодарю А. В. Щербакова за проверку определения вида.

Работа поддержана Глобальным экологическим фондом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иконников С. С. Род Вольфия — *Wolffia* Horkel ex Schleid. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 321.

Игнатов М. С., *Макаров В. В.*, *Чичев А. В.* Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М., 1990. С. 5—105.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л., 1964. 880 с.

Определитель сосудистых растений. М., 1995. 558 с.

Федотов Ю П. Болота заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского Полесья (флора и растительность). Брянск, 1999. 106 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Государственный заповедник
«Брянский лес»
Брянская обл., Суземский р-н,
пос. Нерусса

Получено 10 XII 1999

SUMMARY

New find of *Wolffia arrhiza*, considered as a rare species in Russian Federation, is recorded in Bryansk region, where this species had not been found before. Points of its habitat are situated between 52° 25′ and 52° 29′ L. N., 33° 48′ and 34° 08′ L. E. Communities where it grows are described.

УДК 581.9(470.3) Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 12

© В. Г. Папченков, Э. В. Гарин

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В БАССЕЙНЕ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

V. G. PAPCHENKOV, E. V. GARIN. FLORISTIC RECORDS IN THE UPPER VOLGA BASIN

Приводятся сведения о находках 36 видов и гибридов сосудистых растений. Из них 18 таксонов ранее не были известны на исследуемой территории в целом, 15 — являются новыми для флоры Тверской, 12 — Ярославской, 8 — Ивановской, 1 — Владимирской и 1 — Московской областей.

Ключевые слова: редкие растения, находки, бассейн Верхней Волги.

В статье приводятся интересные флористические находки, сделанные в бассейне Верхней Волги при изучении мелководий и побережий Рыбинского, Угличского, Иваньковского и Уводьского водохранилищ (вдхр.) в пределах Ярославской, Тверской, Московской и Ивановской областей, а также при гидроботаническом исследовании прудов и копаней Ярославской и Владимирской областей. Таксоны приведены в алфавитном порядке. Знаком «**» обозначены таксоны, впервые приводимые для исследуемого региона, знаком «*» отмечены области, во флоре которых данный вид ранее не указывался (если область одна, то звездочка стоит у названия таксона).

** *Agrostis alpina* Scop. Ярославская обл., Некоузский р-н, окрестности пос. Борок, садоводческое товарищество № 3, берег копани, 14 VIII 1997. Беглец из культуры. Среднеевропейско-средиземноморский вид, на территории России ранее не отмечался (Цвелев, 1974).

** *Agrostis × bjoerkmanii* Widén (*A. gigantea* Roth × *A. tenuis* Sibth.). Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, парк, берег пруда, 11 VII 1997. С. К. Черепановым (1995) таксон приводится для Восточной Европы. Н. Н. Цвелев (1974) отмечает его среди довольно обычных гибридов полевиц. Более точные данные о его распространении нам неизвестны.

** *Ajuga genevensis* L. × *A. reptans.* L. Ярославская обл., Некоузский р-н, окрестности д. Бол. Ченцы, редкий березняк, 23 VI 1993. Наличие таких гибридов в местах контакта этих видов отмечала В. Н. Гладкова (1978).

* *Aster novi-belgii* L. Тверская обл., Калязинский р-н, Угличское водохранилище, у устья р. Нерль, густые протяженные заросли по урезу воды и в воде, 1 IX 1998. Дичающее декоративное растение. Ближайшие его находки вне культуры были сделаны в Московской и Ивановской областях (Игнатов, Макаров, 1985; Борисова, 1993).

Bidens frondosa L. Московская обл., г. Дубна, берег Волги ниже шлюза, 1 VIII 1995; * Тверская обл., Иваньковское вдхр., затопленное оз. Видогощь, в прибрежном ивняке, 3 VIII 1995; там же, Машковичский залив, в прибрежном ивняке, 5 VIII 1995; Калязинский р-н, Угличское вдхр., мелководья у д. Брыкино (4 км ниже устья р. Нерль), 1 IX 1998; Тверская обл., г. Кимры, Угличское вдхр., отмель, 2 IX 1998. Интенсивно распространяющееся заносное североамериканское растение. В Московской обл. оно известно достаточно давно (Скворцов, 1982). Относительно недавно вид был обнаружен в верхней части Горьковского вдхр. в пределах Ивановской, Костромской и Ярославской областей (Папченков, Лисицына, 1992; Голубева, Захарова, 1993). Наши находки в Тверской обл. и прежние данные по виду (Лисицына и др., 1993) показывают, что он сейчас встречается на всех водохранилищах Волги, кроме Рыбинского.

** *B. frondosa* L. × *B. radiata* Thuill. Тверская обл., г. Кимры, Угличское вдхр., 2 IX 1998. Сведения о подобном гибриде в литературе нам не встречались.

** *B. × garumnae* Jeanjean et Debray (*B. frondosa* L. × *B. tripartita* L.) Ярославская обл. Некоузский р-н, окрестности пос. Борок, садоводческое товарищество № 2, копань, по урезу воды, 12 VIII 1997; Тверская обл., Калязинский р-н, Угличское вдхр., мелководья у д. Брыкино (4 км ниже устья р. Нерль), 1 IX 1998. В бассейне

Волги это гибридное растение ранее было найдено в Татарстане и Марий Эл (Папченков, 1993).

** *B.* ×*polakii* Velenovský (*B. radiata* Thuill. × *B. tripartita* L.). Ярославская обл., Некоузский р-н, окрестности пос. Борок, садоводческие товарищества № 1 и 2, берега копаней и по урезу воды, VII—VIII 1997; Владимирская обл., Юрьев-Польский р-н, д. Сваино, берег р. Свайки, сырые места, 18 VII 1999. Таксон известен в Западной Европе (Casper, Krausch, 1981), для флоры Восточной Европы он не приводился.

** *Carex acuta* L. × *C. aquatilis* Wahl. Ярославская обл., Некоузский р-н, Рыбинское вдхр. напротив с. Глебово, 9 VIII 1993; Брейтовский р-н, окрестности д. Чаяново, озеро, 14 VII 1993; там же, затопленный осочник по р. Вая, 16 VII 1993. Известный гибрид, но сведений о его распространении нет (Егорова, 1999).

** *Epilobium adenocaulon* Hausskn. × *E. palustre* L. Тверская обл., Иваньковское вдхр., залив по затопленному оз. Видогощь, 3 VIII 1995.

* *Glyceria* ×*pedicellata* Towns. (*G. fluitans* (L.) R. Br. × *G. notata* Chevall.). Тверская обл., Калязинский р-н, Угличское вдхр., мелководья у д. Брыкино (4 км ниже устья р. Нерль), 1 IX 1998. Известен в соседней Ярославской обл. (Папченков, Лисицына, 1992).

Gnaphalium pilulare Wahlenb. * Ивановская обл., Приволжский р-н, с. Толнигино, территория зерносушильного комплекса, на сыром месте, 13 VII 1993; * Ярославская обл., Угличский р-н, луг на берегу р. Корожечна у д. Бурмакино, 20 VII 1994. Ареал вида охватывает территории названных областей (Цвелев, 1994), но непосредственно для их флор не приводился.

Lemna gibba L. Тверская обл., Конаковский р-н, Иваньковское вдхр., Машковичский залив, 1 VIII 1995; там же, 4 IX 1998. Ранее вид был отмечен для Кашинского и Кимрского районов области (Нотов, 1994).

** *L. turionifera* Landolt (Landolt, 1986). Ярославская обл., Некоузский р-н, с. Покров-Раменье, пруд-копань, 28 VII 1993; там же, с. Никульское, копань у скотного двора, 15 VII 1997; там же, окрестности д. Кошеварка, копань, 21 VII 1999; Брейтовский р-н, лесная пойма притока р. Ветка, обводненная низинка, 4 VI 1991; там же, в 3 км от с. Горинское, болото по р. Чертолье, 10 VII 1991; Тверская обл., Тверской р-н, Иваньковское вдхр., подпор по р. Орше в 5 км выше устья, 2 VIII 1995. Н. Н. Цвелев (1990) отмечал широкое распространение этого вида в северных областях европейской части России и в Сибири.

** *Lychnis chalcedonica* L. Ярославская обл., Некоузский р-н, окрестности пос. Борок, опушка леса, 3 VII 1997. Беглец из культуры. В естественном состоянии вид распространен в черноземных областях России (Маевский, 1964).

** *Melilotus albus* Medik. × *M. officinalis* (L.) Pall. Московская обл., г. Дубна, берег Волги ниже шлюза, 1 VIII 1995.

Myriophyllum sibiricum Kom. * Тверская обл., Конаковский р-н, Иваньковское вдхр., залив по бывшему оз. Видогощь, 3 VIII 1995; там же, Перетрусовский залив, 05 IX 1998; Калязинский р-н, Угличское вдхр., залив у устья р. Нерль, 1 IX 1998; * Ивановская обл., Ивановский р-н, Уводьское вдхр., Центральный плёс, 24 VIII 1995. На Верхней Волге вид известен из некоторых районов Вологодской и Ярославской областей (Гриенталь, 1993; Папченков и др., 1996).

* *Najas major* All. Тверская обл., Конаковский р-н, Иваньковское вдхр., Машковичский залив, 1 VIII 1995; там же, 4 IX 1998. В пределах бассейна Верхней Волги этот вид был известен лишь из Нижегородской обл. (Лисицына и др., 1993).

* *Persicaria brittingeri* (Opiz) Opiz. Ярославская обл., Некоузский р-н, Рыбинское вдхр. напротив с. Глебово, обсохшее мелководье, 7 IX 1992; там же, Рыбинский р-н, берег вдхр., 1 VIII 1991. Прежде на Верхней Волге вид был отмечен лишь в г. Костроме (Папченков, Лисицына, 1993).

** P. × figertii (Beck) Soják (P.hydropiper (L.) Spach × P.lapathifolia (L.) S.F.Gray). Тверская обл., Калязинский р-н, Угличское вдхр., мелководья у д. Брыкино (4 км ниже устья р. Нерль), 1 IX 1998. Подобный гибридный таксон известен в Европе

(Dostál, 1982), для флоры же России он не приводился (Черепанов, 1995), хотя о наличии в ней таких гибридных растений известно давно (Комаров, 1936).

** *P. hypanica* (Klok.) Tzvel. Ярославская обл., Рыбинский р-н, Рыбинское вдхр., обсохшие мелководья у Коприно, 7 IX 1992. Южный вид, известный в качестве заносного из Казани (Цвелев, 1996а).

Potamogeton × *babingtonii* A. Benn. (*P. lucens* L. × *P. praelongus* Wulf.). Тверская обл., Иваньковское вдхр., подпор по р. Орше в 1 км выше устья, 2 VIII 1995; * Ивановская обл., Уводьское вдхр., 23 VIII 1995 (образует массовые заросли во многих заливах верхней части водохранилища). В Тверской обл. был известен по находке на р. Тьма (Лисицына и др., 1993), для флоры Ивановской обл. приводится впервые.

* *P.* × *griffithii* A. Benn. (*P. alpinus* Balb. × *P. praelongus* Wulf.). Ивановская обл., Уводьевское вдхр., Центральный плес, 24 VIII 1995. На Верхней Волге таксон известен по находке в пруду на р. Улейме в Ярославской обл. (Папченков и др., 1996).

* *P. henningii* A. Benn. Ивановская обл., Уводьское вдхр., Уводьской плес, 23 VIII 1995. В бассейне Верхней Волги отмечен для Ярославской обл. (Папченков и др., 1996).

* *P. pectinatus* L. (=*P. interruptus* auct.) Ивановская обл., г. Иваново, р. Уводь, 12 VIII 1997. Вид известен в соседней Ярославской обл. (Папченков и др., 1996).

P. lacunatus Hagstr. Ярославская обл., Некоузский р-н, с. Великово, копань за магазином, 22 VII 1997. Ранее вид был обнаружен в Пошехонском р-не области (Папченков и др., 1996).

* *P. longifolius* Gay. Тверская обл., Конаковский р-н, Иваньковское вдхр., залив по бывшему оз. Видогощь, 3 VIII 1995. Прежде отмечался для р. Волги в пределах Верхне-Волжского флористического района (Юзепчук, 1934) и р. Согожа, протекающей на севере Ярославской обл. (Папченков и др., 1996).

* *P.* × *nerviger* Wolfg. (*P. alpinus* Balb. × *P. lucens* L.). Ивановская обл., г. Иваново, р. Уводь, 12 VIII 1997. Таксон отмечен в Ярославской обл. (Папченков и др., 1996).

** *P. sturrokii* A. Benn. Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, пруд в парке, 11 VII 1997; там же, окрестности Борока, копань, 28 VIII 1997. О растениях, соответствующих данному виду, А. А. Мяэметс (1979) писала, что они иногда встречаются преимущественно в северо-западных и центральных районах Восточной Европы. Несколько местонахождений данного вида на северо-западе России приводит Н. Н. Цвелев (1998).

* *P.* × *vilnensis* Galinis (*P. gramineus* L. × *P. praelongus* Wolf.). Тверская обл., Тверской р-н, Иваньковское вдхр., подпор по р. Орше в 2 км выше устья, 2 VIII 1995. Ранее сообщалось о находке этого гибридного таксона в Вологодской обл. на Шекснинском вдхр. (Папченков, 1997).

** *Ranunculus* × *levenensis* Druce ex Gornall (*R. flammula* L. × *R. reptans* L.). Ивановская обл., Ивановский р-н, Уводьское вдхр., сырое прибрежье, 24 VIII 1995.

** *Rorippa* × *sodalis* Zapał. (*R. amphibia* (L.) Bess. × *R. sylvestris* (L.) Bess). Тверская обл., Калязинский р-н, Угличское вдхр., мелководья у д. Брыкино (4 км ниже устья р. Нерль), 1 IX 1998.

** *Rumex* × *fallacinus* Hausskn. (*R. crispus* L. × *R. maritimus* L.). Тверская обл., Иваньковское вдхр., залив по затопленному оз. Видогощь, 3 VIII 1995.

** *R.* × *salicetorum* Rech. (*R. crispus* L. × *R. pseudonatronatus* (Borb.) Borb.) ex Murb.). Ивановская обл., берег Уводьского вдхр., 23 VIII 1995.

Эти 2 гибридных таксона рода *Rumex* известны как в Западной, так и Восточной Европе (Dostál, 1982; Грабовская, 1996), но в нашей литературе отсутствуют детальные сведения о характере их распространения.

** *Trapa rossica* V. Vassil. Тверская обл., Конаковский р-н, Иваньковское вдхр., Машковичский залив, 1 VIII 1995; там же, 4 IX 1998. Растение занимает большие площади и имеет явную тенденцию к распространению в пределах залива. По-видимому, здесь это заносный вид. Северная граница его основного ареала лежит

значительно южнее, охватывая лишь юго-западную и юго-восточную части Верхне-Волжского флористического района (Цвелев, 1996б).

* *Viola × contempta* Jord. (*V. arvensis* Murr. × *V. tricolor* L.) Ярославская обл., Некоузский р-н, окрестности пос. Борок, садоводческое товарищество № 3, сорное по грядам, 5 VI 1999. Один из обычных и широко распространенных гибридов рода (Никитин, 1996), но для флоры области он еще не отмечался.

Гербарные материалы по приведенным выше флористическим находкам хранятся в гербарии Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН; имеющиеся дубликаты переданы в гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова Е. А. О новых заносных видах растений Ивановской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 1. С. 130—134.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1999. 772 с.

Гладкова В. Н. Род Живучка — *Ajuga* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1978. Т. 3. С. 130—132.

Голубева М. А., Захарова Т. Ю. К водной и прибрежно-водной флоре Плесского музея-заповедника // Плесский сборник. Плес, 1993. Вып. 1. С. 249—256.

Грабовская А. Е. (*Бородина А. Е.*) Род Щавель — *Rumex* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 101—119.

Гриенталь А. Р. Заметка о видах *Myriophyllum spicatum* L. и *M. sibiricum* Kom. (*Haloragaceae*) // Новости сист. высш. раст. 1993. Т. 29. С. 107—109.

Игнатов М. С., Макаров В. В. Дополнение к адвентивной флоре Московской области // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 849—854.

Комаров В. Л. Род Горец — *Polygonum* L. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 594—701.

Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. Флора водоемов Волжского бассейна. Определитель цветковых растений. СПб., 1993. 219 с.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд., испр. и доп. Л., 1964. 880 с.

Мяэметс А. А. Рдест — *Potamogeton* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 176—192.

Никитин В. В. Сем. *Violaceae* Batsch — Фиалковые // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 180—206.

Нотов А. А. Дополнение к флоре Тверской области // Флора и растительность Тверской области. Тверь, 1994. С. 4—12.

Папченков В. Г. О новых и редких видах флоры Татарстана // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 9. С. 73—79.

Папченков В. Г. Заметки о *Potamogeton gramineus* s. l. (*Potamogetonaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 65—76.

Папченков В. Г., Лисицына Л. И. О флористических находках в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 94—98.

Папченков В. Г., Лисицына Л. И. Флористические находки в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 7. С. 86—90.

Папченков В. Г. и др. Флористические находки в Ярославской области // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 4. С. 109—118.

Скворцов А. К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области. 3 // Бюл. ГБС АН СССР. 1982. Вып. 124. С. 43—49.

Цвелев Н. Н. Сем. *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss. nom. altern.) — Злаки // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 117—368.

Цвелев Н. Н. О некоторых новых для Кавказа видах растений // Новости сист. высш. раст. Л., 1990. Т. 27. С. 179—183.

Цвелев Н. Н. Род Сушеница — *Filaginella* Opiz // Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. 7. С. 100—102.

Цвелев Н. Н. Сем. *Polygonaceae* Juss. — Гречишные // Флора Восточной Европы. СПб., 1996а. Т. 9. С. 98—157.

Цвелев Н. Н. Сем. *Trapaceae* Dumort. — Рогульниковые // Флора Восточной Европы. СПб., 1996б. Т. 9. С. 316—322.

Цвелев Н. Н. О некоторых критических и заносных видах сосудистых растений северо-западной России // Новости сист. высш. раст. СПб., 1998. Т. 31. С. 257—269.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Юзепчук С. В. Сем. Рдестовые — *Potamogetonaceae* Engl. // Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. С. 229—265.

Casper S. J., Krausch H.-D. Pteridophyta und *Anthophyta.* 2. Teil: *Saururaceae* bis *Asteraceae* // Süßwaserflora von Mitteleuropa. Bd 24. Jena, 1981. S. 409—942.

Dostál J. Seznam cévnatých rostlin květeny československé. Praha, 1982. 408 c.

Landolt E. The family of *Lemnaceae* — a monographic study. Vol. 1 // Biosystematic investigations in the family of duckweeds (*Lemnaceae*) (Vol. 2) / Veröffentl. Geobot. Inst. ETH Stifung Rübel. Zürich, 1986. N 71. P. 1—566.

Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН
Пос. Борок Ярославской обл.
E-mail: papch@mail.ru

Получено 12 IV 2000

SUMMARY

Information on finds of 36 species and hybrids of vascular plants is given. 15 of them are new for Tver flora, 12 — for Yaroslavl, 8 — for Ivanovo, 1 — for Vladimir and 1 — for Moscow regions. 18 taxa were not known for this territory. They are *Agrostis alpina, A.* × *bjoerkmanii, Ajuga genevensis* × *A. reptans, A. reptans, Bidens frondosa* × *B. radiata, B.* × *garumnae, B.* × *polakii, Carex acuta* × *C. aquatilis, Epilobium adenocaulon* × *E. palustre, Lemna turionifera, Lychnis chalcedonica, Melilotus albus* × *M. officinalis, Persicaria* × *figertii, P. hypanica, Potamogeton sturrokii, Ranunculus* × *levenensis, Rorippa* × *sodalis, Rumex* × *fallacinus, R.* × *salicetorum, Trapa rossica.*

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.3/.9(571.6)

© Н. С. Пробатова, А. П. Соколовская,
Э. Г. Рудыка, С. А. Шаталова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ИЗ БАССЕЙНА РЕКИ РАЗДОЛЬНАЯ (СУЙФУН) В ПРИМОРСКОМ КРАЕ

N. S. PROBATOVA, A. P. SOKOLOVSKAYA, E. G. RUDYKA, S. A. SHATALOVA.
CHROMOSOME NUMBERS IN SOME PLANT SPECIES FROM THE RAZDOLNAYA (SUIFUN) RIVER BASIN (PRIMORSKY TERRITORY)

Приведены числа хромосом (2n) для 55 видов природной и инвазивной флоры из 45 родов, 27 семейств.
Ключевые слова: число хромосом, Приморский край.

Публикуемые данные — результат дальнейшего кариологического изучения флоры Приморского края. На территории края расположена бóльшая часть бассейна р. Суйфун (позднее переименованной в Раздольную), а верхняя часть его находится в Китае. В бассейне р. Суйфун расположен почти целиком Уссурийский заповедник им. В. Л. Комарова, многочисленные памятники природы и другие охраняемые природные территории. В то же время это территория традиционного сельскохозяйственного освоения, что нашло отражение в очень значительном количестве одичавших из культуры и сорных видов растений, появившихся во флоре бассейна уже с первых этапов его освоения и особенно в связи с организацией многочисленных садово-огородных («дачных») кооперативов, развивающихся здесь в последние два десятилетия.

Числа хромосом определили А. П. Соколовская (эти данные оставались неопубликованными при жизни автора), а с пометками «Э. Р.» и «С. Ш.» соответственно Э. Г. Рудыка и С. А. Шаталова преимущественно по сборам Н. С. Пробатовой, которая идентифицировала исследованные образцы растений и подготовила сообщение. Инвазивные виды (заносные и одичавшие из культуры) отмечены значком «+».

Adoxaceae

Adoxa moschatellina L., **2n = 36.** Приморский край (далее — ПК), Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник: берег р. Барсуковки, кедрово-широколиственный лес, 1983 г., № 6339, О. Непомнящая; окр. с. Каймановка, сырой ясенёвник близ центральной базы заповедника, 1983 г., № 6340, О. Непомнящая.

Amaranthaceae

+*Amaranthus blitum* L. (*A. lividus* L.), **2n = 34.** ПК, Надеждинский р-н, в 4 км к северо-востоку от пос. Таёжное, сорное на огородном участке дачного кооператива «Кипарис», 1985 г., № 6614, Н. Пробатова.

Asclepiadaceae

Pycnostelma paniculata (Thunb.) Makino, **2n = 22.** ПК, Октябрьский р-н: восточная окраина с. Фадеевка, памятник природы «Дубовая Роща», склон сопки, 1984 г., № 6378, Н. Пробатова; окр. пос. Заречное, памятник природы «Сопка Сенькина

Шапка», каменистый остепненный склон с ковылем байкальским, 1984 г., № 6382, Н. Пробатова.

Asteraceae

Artemisia gmelinii Web., **2n = 54.** ПК, Надеждинский р-н, окр. с. Тереховка, закустаренный склон сопки, 1981 г., № 6011, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

A. laciniata Willd., **2n = 18.** ПК, Октябрьский р-н, окр. пос. Заречное, памятник природы «Сопка Сенькина Шапка», каменистый склон, 1986 г., № 6718, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

Bidens parviflora Willd., **2n = 48.** ПК, Октябрьский р-н, окр. пос. Заречное, памятник природы «Сопка Сенькина Шапка», щебнистый склон, в редкостойном дубняке и на открытых участках близ вершины, 1986 г., № 6719, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

Естественное местообитание для этого сухолюбивого антропофильного вида череды, охотно заселяющего ж.-д. насыпи в Приморском крае.

Filifolium sibiricum (L.) Kitam., **2n = 18.** ПК, Октябрьский р-н, окр. пос. Заречное, памятник природы «Сопка Сенькина Шапка», каменистый остепнённый склон с ковылем байкальским, 1984 г., № 6436, Н. Пробатова.

+ *Leucanthemum vulgare* Lam., **2n = 18** (С. Ш.). ПК, Надеждинский р-н, окр. пос. Таёжное, на откосе дамбы (искусственное озеро) близ дачного кооператива «Альбатрос», 1998 г., № 7694, Н. Пробатова.

+ *Matricaria recutita* L., **2n = 18** (Э. Р., С. Ш.). ПК, Надеждинский р-н, в 4 км к востоку от пос. Таёжное, одичавшее, на садово-огородном участке дачного кооператива «Кипарис», 1997 г., № 7521, Н. Пробатова.

Trommsdorfia ciliata (Thunb.) Soják (*Achyrophorus ciliatus* (Thunb.) Sch. Bip.), **2n = 10.** ПК, Надеждинский р-н, окр. с. Раздольное, сырой луг у озера, 1984 г., № 6552, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

Balsaminaceae

Impatiens furcellata Hemsl., **2n = 20.** ПК, Надеждинский р-н, окр. пос. Таёжное, долинный лес в районе дачного кооператива «Прибой», 1982 г., № 6045, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

Boraginaceae

Lithospermum erythrorhizon Siebold et Zucc., **2n = 28.** ПК, Октябрьский р-н, восточная окраина с. Фадеевка, памятник природы «Дубовая Роща», сухой склон сопки, 1984 г., № 6421, Н. Пробатова.

Brassicaceae

+ *Armoracia rusticana* Gaertn., Mey. et Scherb., **2n = 32** (Э. Р.). ПК, Надеждинский р-н, окр. пос. Таёжное, сорное у дороги близ границы дачных массивов «Дельфин» и «Кипарис», 1998 г., № 7731, Н. Пробатова.

+ *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., **2n = 16** (Э. Р., С. Ш.). ПК, Надеждинский р-н, в 4 км от пос. Таёжное, сорное на садово-огородном участке дачного массива «Кипарис», 1998 г., № 7486, Н. Пробатова.

Caryophyllaceae

Lychnis fulgens Fisch. ex Curt., **2n = 24.** ПК, Надеждинский р-н, в 4 км к востоку от пос. Таёжное, по лесному ручью, 1981 г., № 5987, Н. Пробатова, А. Соколовская.

+ *Scleranthus annuus* L., **2n = 22** (Э. Р., С. Ш.). ПК, Надеждинский р-н, в 4 км к востоку от пос. Таёжное, сорное на глинистом склоне участка в дачном массиве «Кипарис», 1998 г., № 7599, Н. Пробатова.

Celastraceae

Euonymus pauciflora Maxim., **2n = 32.** ПК, Надеждинский р-н, в 4 км к востоку от пос. Таёжное, дубняк, 1981 г., № 5971, Н. Пробатова, А. Соколовская.

Chenopodiaceae

+ *Kochia scoparia* (L.) Schrad., **2n = 18.** ПК, Уссурийский р-н, пос. Каменушка, у дороги, ушедшее из культуры, 1986 г., № 6707, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

Краснолистная форма (культивируется как декоративное).

Convallariaceae

Convallaria keiskei Miq., **2n = 38.** ПК, Надеждинский р-н, окр. ж.-д. ст. Надеждинская, опушка леса, 1978 г., № 5015, Э. Рудыка.

Ранее для этого образца было приведено 2n = 34—36 (Пробатова, Рудыка, 1981), но позднее А. П. Соколовская уточнила на постоянном препарате число хромосом.

Cyperaceae

Carex siderosticta Hance, **2n = 24** (Э. Р.). ПК, Надеждинский р-н, в 7 км к северо-востоку от ж.-д. ст. Кипарисово, послелесный склон, 1995 г., № 7215, Н. Пробатова.

Fabaceae

+ *Trifolium hybridum* L., **2n = 16** (Э. Р.). ПК, Надеждинский р-н, в 3.5 км от пос. Таёжное, обочина дороги в районе дачного массива «Кипарис», 1998 г., № 7697, Н. Пробатова.

+ *T. pratense* L., **2n = 14** (Э. Р.). ПК, Надеждинский р-н, в 4 км от пос. Таёжное, сорное на садово-огородном участке в дачном кооперативе «Кипарис», 1995 г., № 7213, Н. Пробатова.

+ *T. repens* L., **2n = 32** (Э. Р.). ПК, Надеждинский р-н, окраина пос. Таёжное, обочина дороги у озера, 1998 г., № 7696, Н. Пробатова.

Hydrangeaceae

* *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., **2n = 26** (Э. Р., С. Ш). ПК, Надеждинский р-н, в 4 км от пос. Таёжное, послелесный склон в дачном массиве «Кипарис», 1998 г., № 7693, Н. Пробатова.[1]

Iridaceae

Iris ensata Thunb., **2n = 24.** ПК, Надеждинский р-н, окр. пос. Раздольное, сырой луг у озера, 1984 г., № 6478, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

Lamiaceae

Clinopodium chinense (Benth.) O. Kuntze, **2n = 36.** ПК, Октябрьский р-н, окр. с. Фадеевка, закустаренный луг по пути к берегу р. Раздольной, 1984 г., № 6444, Н. Пробатова.

Rabdosia glaucocalyx (Maxim.) Probat., **2n = 24.** ПК, Надеждинский р-н, окр. пос. Тавричанка, кустарниковые заросли на склоне близ устья р. Раздольной, 1984 г., № 6469, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

Stachys aspera Michx., **2n = ca. 60.*** ПК, Октябрьский р-н, берег р. Раздольной в 12 км ниже пос. Заречное, 1984 г., № 6420, Н. Пробатова.

Oxalidaceae

+ *Xanthoxalis repens* (Thunb.) Dostal (*X. grenadensis* (Urb.) Tzvel.), **2n = 48.** ПК, Надеждинский р-н, в 4 км от пос. Таёжное, сорное на садово-огородном участке в

[1] Звездочкой у названия отмечены впервые исследованные виды, звездочкой у числа хромосом — новые (не указанные для вида ранее) числа хромосом.

дачном кооперативе «Кипарис», 1984 г., № 6475, Н. Пробатова, Э. Рудыка (Пробатова, Соколовская, 1988, как «*X. grenadensis*»). В настоящее время установлено приоритетное название для этого вида (Н. Н. Цвелёв, личное сообщение).

Papaveraceae

Chelidonium asiaticum (Hara) Krachulkova, **2n = 10.** ПК, Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник: окр. с. Каймановка, галечник р. Барсуковки, 1980 г., № 5772, Т. Безделева; западная граница Уссурийского заповедника, на скалах, 1978 г., № 5563, Т. Безделева; Надеждинский р-н, с. Тереховка, сорное в огороде, 1981 г., № 5996, Т. Безделева.

У образца № 5996 наблюдалось необычное для этого вида вегетативное размножение посредством полегающих и укореняющихся побегов (Т. А. Безделева, личное сообщение).

Hylomecon vernalis Maxim., **2n = 24** (число хромосом определено Н. Н. Гурзенковым). ПК, Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, Миронов ключ, хвойно-широколиственный лес, 1975 г., В. Стародубцев, Н. Гурзенков.

Phrymaceae

Phryma asiatica (Hara) O. et I. Degener (*P. leptostachya* auct.), **2n = 28** (Э. Р.). ПК, Надеждинский р-н, в 4 км к востоку от пос. Таёжное, долина лесного ручья, на опушке, 1995 г., № 7244, Н. Пробатова.

Poaceae

Arundinella anomala Steud., **2n = 34.** ПК, Надеждинский р-н, окр. с. Тереховка, кустарниковые заросли у насыпи ж. д. на Хасан, 1981 г., № 5995, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

Calamagrostis brachytricha Steud., **2n = 42.** ПК, Надеждинский р-н, окр. ж.-д. платформы Сиреневка (Пачихеза), северный склон сопки, дубняк, 1976 г., № 4496. Н. Пробатова (растения с опушенными влагалищами листьев); там же, № 4498, Н. Пробатова (растения с голыми влагалищами листьев); Уссурийский р-н, окр. с. Кондратенково, дубняк на склоне, 1976 г., № 4517, Н. Пробатова (влагалища листьев опушенные); Уссурийский заповедник, близ устья р. Комаровская Падь, на скалах в нижней части склона, 1976 г., № 4520, Н. Пробатова. **2n = 56.** ПК, Уссурийский р-н, окр. с. Дубовый Ключ (Голендон), пойма р. Комаровки, 1975 г., № 4219, Н. Пробатова; 79 км от г. Владивостока (на границе Надеждинского и Уссурийского районов), долина р. Чертовка, опушка дубняка, 1976 г., № 4515, Н. Пробатова; Надеждинский р-н, окр. ж,-д. ст. Раздольная, 1 км по дороге к с. Алексеевка, вторичный дубняк, на вырубке 1976 г., № 4535, П. Гриценко; 1.5 км по дороге на Алексеевку, на старой вырубке, 1976 г., № 4538, П. Гриценко.

Glyceria spiculosa (Fr. Schmidt) Roshev., **2n = 40.** ПК, окр. г. Уссурийска, в районе ж.-д. платформы Сахзавод, водоем у моста, 1979 г., № 5527, Н. Пробатова.

Hierochloë glabra Trin., **2n = 28** (С. Ш.). ПК, Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, долина р. Комаровки, обочина дороги между старой базой и бывшим кордоном № 1, 1998 г., № 7657, Т. Безделева.

Koeleria cristata (L.) Pers., **2n = 14.** ПК, Октябрьский р-н: окр. пос. Заречное, памятник природы «Сопка Сенькина Шапка», 1984 г., № 6446, Н. Пробатова; окр. с. Фадеевка, сухой луг, 1973 г., № 3965, Т. Нечаева.

В последнем образце, выращенном из природных семян, иногда просчитывались также числа 2n = 15 и 16 (личное сообщение А. П. Соколовской).

+ *Paspalum thunbergii* Kunth ex Steud. (*P. scrobiculatum* auct.), **2n = 40.** ПК, окр. г. Уссурийска, 1984 г., № 6447, Т. Буч (Соколовская, Пробатова, 1986, как «*P. scrobiculatum*»).

Poa botryoides (Trin. ex Griseb.) Kom., **2n = 42.** ПК, Октябрьский р-н, окр. пос. Заречное, памятник природы «Сопка Сенькина Шапка», щебнистый склон, 1984 г., № 6419, Н. Пробатова.

P. sichotensis Probat., **2n = 49.** ПК, Надеждинский р-н, окр. ж.-д. платформы Сиреневка (Пачихеза), послелесные кустарниковые заросли, 1976 г., № 4501, Н. Пробатова.

P. skvortzovii Probat., **2n = 42.** ПК, Надеждинский р-н, окр. пос. Кипарисово, на дамбе к станции, 1978 г., № 5295, Л. Тимашева.

Polemoniaceae

+ *Phlox paniculata* L., **2n = 14** (С. Ш.). ПК, Надеждинский р-н, в 4 км от пос. Таёжное, одичавшее и самопроизвольно расселяющееся на садово-огородном участке в дачном массиве «Кипарис», 1998 г., № 7726, Н. Пробатова.

Polygonaceae

Chylocalyx perfoliatus (L.) Hassk. ex Miq. (*Polygonum perfoliatum* L.), **2n = 24** (Э. Р., С. Ш.). ПК, Надеждинский р-н, окр. пос. Таёжное, на обрыве глинистой дамбы у искусственного озера, напротив дачного массива «Альбатрос», 1998 г., № 7689, Н. Пробатова.

Persicaria hydropiper (L.) Spach, **2n = 20** (Э. Р., С. Ш.). ПК, Надеждинский р-н, окр. пос. Таёжное, в кювете дороги близ дачного массива «Кипарис». 1997 г., № 7287, Н. Пробатова.

P. pilosa (Roxb.) Kitag., **2n = 22** (Э. Р.). ПК, Надеждинский р-н, окр. пос. Таёжное, сорное на обочине дороги у дачного массива «Дельфин», 1989 г., № 6907, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

Primulaceae

Primula patens (Turcz.) E. Busch, **2n = 24.** ПК, Надеждинский р-н, окр. ж.-д. ст. Кипарисово, сырой луг, 1982 г., № 6037, Г. Яшенкова.

Ranunculaceae

Halerpestes sarmentosa (Adams) Kom. (*H. salsuginosa* auct.), **2n = 16** (Э. Р.). ПК, Надеждинский р-н, в 6 км от пос. Тавричанка, берег р. Раздольной близ устья, 1984 г., № 6532, Н. Пробатова, Э. Рудыка (Рудыка, 1988, как «*H. salsuginosa*»).

Ranunculus sceleratus L., **2n = 56** (Э. Р., С. Ш.). ПК, Надеждинский р-н, окр. пос. Таёжное, сорное на садово-огородном участке в дачном массиве «Кипарис», 1997 г., № 7522, Н. Пробатова.

Rosaceae

Geum aleppicum Jacq., **2n = 42.** ПК, Октябрьский р-н, окр. пос. Заречное, памятник природы «Родник», 1984 г., № 6383, Н. Пробатова.

Trapaceae

* *Trapa maximowiczii* Korsh. (определение Н. Н. Цвелёва). **2n = 48.** ПК, Октябрьский р-н, в 12 км по р. Раздольной ниже пос. Заречное, в воде протоки р. Раздольной, 1984 г., № 6381, Н. Пробатова.

Violaceae

Viola acuminata Ledeb., **2n = 20.** ПК, Надеждинский р-н, окр. пос. Раздольное, сырой луг, 1984 г., № 6455, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

V. mandshurica W. Beck., **2n = 48.** ПК, Уссурийский р-н, северо-восточная окраина г. Уссурийска, послелесный луг на склоне, 1983 г., № 6319, В. Баркалов.

V. patrinii DC., **2n = 24.** ПК, северо-восточная окраина г. Уссурийска, сыроватый луг на склоне, 1983 г., № 6280, В. Баркалов; там же, сырой луг, 1983 г., № 6320, В. Баркалов.

V. sacchalinensis Boissien, **2n = 20.** ПК, Надеждинский р-н, окр. пос. Кипарисово, в районе пос. Таёжное, послелесный участок, обочина дороги, 1984 г., № 6369,

Н. Пробатова; Октябрьский р-н, в 12 км по р. Раздольной ниже пос. Заречное, берег протоки, среди ивняка, 1984 г., № 6380, Н. Пробатова.

V. selkirkii Pursh ex Goldie, **2n = 24.** ПК, Надеждинский р-н, в 4 км к северо-востоку от пос. Таёжное, сорное на послелесной плантации в дачном массиве «Кипарис», 1984 г., № 6366, Н. Пробатова.

Документирующие гербарные образцы хранятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте ДВО РАН (Владивосток).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г. Хромосомные числа некоторых видов сосудистых растений Дальнего Востока // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1981. № 10. Вып. 2. С. 77—82.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений из Приморского края, Приамурья, Северной Корякии, Камчатки и Сахалина // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 290—293.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 294—295.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asteraceae*, *Iridaceae*, *Poaceae*, *Primulaceae*, *Violaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1423—1425.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток
Санкт-Петербургский
государственный университет

Получено 7 XII 1998

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 58(091)

© Б. Н. Замятнин[1]

ВОСПОМИНАНИЯ О БОРИСЕ МИХАЙЛОВИЧЕ КОЗО-ПОЛЯНСКОМ

B. N. ZAMJATNIN. REMINISCENCES ABOUT B. M. KOZO-POLJANSKIJ

С Борисом Михайловичем Козо-Полянским я впервые встретился осенью 1918 г., будучи студентом Воронежского сельскохозяйственного института. Курс ботаники в институте читал Борис Александрович Келлер, а практические занятия вели Михаил Петрович Томин, Борис Михайлович Козо-Полянский и Тимофей Иванович Попов.

В один из ближайших дней после поступления в институт мне довелось увидеть Бориса Михайловича Козо-Полянского. Это были первые практические занятия, к которым мы приступили. В лабораторию вошел высокий, молодой, но уже сильно лысоватый, коротко остриженный человек, очень живой и подвижный, представился нам и приступил к объяснению предстоящей работы. Это и был Б. М., с которым мне довелось в дальнейшем работать, встречаться и переписываться на протяжении 39 лет. Он сразу завладел вниманием аудитории. Четкое изложение задания, хорошее владение языком и прекрасные голосовые средства руководителя заставляли сосредоточиться даже самых невнимательных слушателей. В ботанической лаборатории все препараты на занятиях изготовлялись самими студентами, что способствовало лучшему усвоению материала. Каждый препарат был индивидуален.

Вскоре мне пришлось встречаться с Б. М. и в других условиях. Я старался принять участие и в необязательных занятиях и экскурсиях, которые изредка устраивал Келлер, собирая желающих из студентов и привлекая сотрудников кафедры. Из ботаников в экскурсиях участвовали Б. М., М. П. Томин, С. И. Ванин. Интересно было наблюдать, как вели себя наши руководители. Келлер шел как-то наклонившись вперед, не глядя под ноги, нередко при этом спотыкался и терял из виду заинтересовавшее его растение, а то и вовсе растягивался плашмя во весь рост. Все бросались его поднимать, отряхивали, шутили. Шутил и он сам над собой. Б. М. шел не торопясь, как бы прогуливаясь, держался прямо, с хорошей выправкой, полученной им еще в юности дома и в гимназии, заложив руки за спину и только голову слегка наклонив вперед. Он хорошо замечал и то, что близко «под ногами», и то, что с высоты своего роста видел вдали. И к концу жизни его высокую, уже несколько пополневшую фигуру, с немного наклоненной вперед головой и заложенными назад руками, не трудно было узнать издали даже в темноте.

В то время большинство студентов вынуждено было не только учиться, но и зарабатывать себе на жизнь. Работал и я в 1920 г. на Ботанической опытной станции сельскохозяйственного института (позднее Ботанической станции им. Б. А. Келлера). Там я ближе познакомился с Б. М., который, живя на территории института, часто заходил на станцию, чтобы понаблюдать за растениями или подобрать материал для занятий или для иллюстраций на лекции, которые он тогда читал на бывших высших женских курсах, именовавшихся к тому времени Городским факультетом сельскохо-

[1] Рукопись подготовлена к печати О. А. Связевой, хранится в архиве Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург). Вероятная дата написания воспоминаний — середина 1960-х гг.

зяйственного института. Мне часто приходилось тогда беседовать с Б. М., делиться с ним своими наблюдениями, что вызывало вопросы и высказывания с его стороны, нередко уводившие разговор далеко в сторону, но всегда очень интересные и для меня в высшей степени полезные. По-видимому, эти встречи и беседы были причиной того, что когда в 1920 г. после смерти проф. Цвета Б. М. был избран на кафедру ботаники Воронежского государственного университета (ВГУ), в числе других сотрудников он пригласил для работы и меня. В ту пору при кафедрах университета имелись должности так называемых научных сотрудников третьего разряда, которые заполнялись преимущественно из числа студентов, специализирующихся по данному предмету. Таким образом зимой 1920/21 г. я стал сотрудником Б. М.

Организовывать кафедру ботаники Б. М. пришлось, что называется, «на голом месте». Полученные кафедрой помещения были неплохи, но совершенно пусты. Первое время вся деятельность сосредотачивалась в небольшой комнатке, где стояло 2 канцелярских стола и несколько стульев. Здесь читались лекции, проводились практические занятия и вся подготовительная работа. В начале 1920-х гг. у университета нашлось помещение, но там не было оборудования, мебели, топлива, электричество постоянно выходило из строя. Приобрести оборудование можно было только за границей, заготовку дров надо было производить своими силами, добыть материал для ремонта было невероятно трудно. Однако при всех трудностях на кафедре была чистота и порядок. Б. М. был очень пунктуален в выполнении назначенных сроков, никогда не опаздывал на занятия. Впрочем иногда, увлекшись, затягивал лекции сверх положенного срока. Он очень следил за своей внешностью, всегда был аккуратно одет и чисто выбрит. На голову, когда было холодно, надевал специально сшитую черную шапочку, которую обычно снимал, выходя на кафедру, даже тогда, когда студенты из-за холода в нетопленной аудитории сидели в верхней одежде. Его бьющая ключом энергия и оживленная речь вызывали ответное оживление всюду, где он появлялся. Я мог это часто наблюдать на собраниях Общества естествоиспытателей, в лаборатории и других местах. Моя мать, работавшая в Воронежском управлении по опытному делу, рассказывала, что когда Б. М. заходил туда, у всех поднималось настроение. «Словно в пасмурный день солнце проглянуло», — говорила она. «Кислого» тона у Б. М. не получалось даже тогда, когда он, собираясь сделать замечание за какое-то упущение, говорил: «Я должен сказать Вам семь кислых слов».

Б. М. был одним из лучших, а может быть самым лучшим лектором и докладчиком из тех, кого мне довелось слышать. Обладая не только блестящей памятью и исключительной эрудицией, Б. М. отличался большим трудолюбием, организованностью в работе и безукоризненной добросовестностью. К лекциям готовился весьма тщательно даже в том случае, если весь материал был знаком и лекция повторялась много раз, а конспекты лекций он сохранял. Он каждый раз пересматривал весь материал, относящийся к данной теме, включал новые факты, только что опубликованные в русской и иностранной литературе, разбирал новые гипотезы, достойные внимания, и таким образом держал аудиторию в курсе последних достижений науки. Теоретические вопросы он всегда разбирал критически, излагал разные мнения, указывал, какой из взглядов по его соображениям заслуживает предпочтение, и приводил для этого убедительные доводы. На лекции Б. М. всегда приходил заблаговременно, просматривал подготовленный иллюстративный материал, развешенный в аудитории, а впоследствии часто пользовался эпидиаскопом, чтобы показать только что полученные из-за границы книги и журналы по ботанике. Большое внимание он уделял подготовке не только к лекциям по систематике растений для ботаников, но и к элементарному общему курсу, который ему пришлось читать в Высшей сельскохозяйственной коммунистической школе в связи с необходимостью поднятия сельского хозяйства. Б. М. затрачивал на подготовку к этим лекциям не меньше времени, чем на подготовку к изложению самого сложного и полемического вопроса ботаники студентам старших курсов университета. Он резонно говорил, что для хорошо подготовленной аудитории надо продумать, что сказать, но можно меньше думать о

том, как сказать, имея возможность свободно манипулировать всем арсеналом научной терминологии. Беседуя же с практиками, имеющими большой жизненный опыт, но не привыкшими к научному языку, надо гораздо больше внимания уделить изложению, продумать каждое слово, чтобы оно дошло до слушателей. А в коротком курсе гораздо труднее решить что не говорить, чем что и как сказать.

Б. М. занимался очень регулярно, в определенные часы и обычно просил его в это время не беспокоить. Но если мне случалось прийти немного раньше назначенного срока или он сам не укладывался в отведенное себе время, он усаживал меня в кресло, давал что-либо из вновь полученных книг или журналов и продолжал работать. Однако очень скоро он начинал рассуждать вслух и обращаться ко мне с вопросами, или ожидая подтверждения, или вызывая на возражения. Вообще Б. М. любил обсудить занимающий его вопрос с кем-либо, любил «поточить мысль» в дискуссии. Иногда он любил обдумывать порядок изложения или возможные выводы и доказательства, прогуливаясь по полутемной улице вблизи дома.

Помимо тщательно подготовленного содержания и четкого изложения лекции Б. М. отличались чрезвычайной живостью и темпераментностью речи. Он часто увлекался, обсуждая на лекции злободневные вопросы науки, и нередко, особенно в молодые годы, не укладывался в отведенное ему время. Позже он стал спокойнее распоряжаться лекционным временем, но у меня перед глазами встают те лекции, читанные «с огнем». В двадцатых годах, когда его уже достаточно широко узнали как лектора, на его лекции по животрепещущим вопросам биологии собирались не только студенты других факультетов, но и преподаватели. Привлекательность его лекций для широкой аудитории особенно ярко проявилась при чтении курса эволюционной теории для студентов Воронежского сельскохозяйственного института. Для его лекций была отведена большая химическая аудитория, рассчитанная на 400 человек, поднимавшаяся амфитеатром на 2 этажа. Но ее не хватало. Люди теснились на скамьях, сидели на ступенях в проходах, стояли в дверях в аудиторию. Читал Б. М. этот курс с огромным подъемом. Его богатый голос наполнял аудиторию и доносил тончайшие нюансы речи даже до тех, кто стоял в коридорах за открытыми дверями. Слушали его, затаив дыхание, как слушают художественное чтение знаменитого артиста. Каждая лекция кончалась аплодисментами. В иных случаях он просил слушателей не аплодировать, говоря, что на учебных занятиях аплодисменты неуместны. Чтение лекций стоило Б. М. огромной затраты сил. Очень часто можно было видеть, что в перерыве он ложился в кабинете на диван и весь перерыв лежал, закрыв глаза. Мне не довелось слышать его лекций в послевоенные годы. Присутствовал я лишь на некоторых докладах и выступлениях Б. М.; но того «огня», как в молодости, уже не было, хотя четкость изложения и прекрасное владение словом и голосом остались прежними.

Сразу же после избрания на кафедру ботаники ВГУ Б. М. привлек своих сотрудников к исследовательской работе помимо необходимых работ по организации учебного процесса. Еще будучи студентом Московского университета и специализируясь по систематике растений у М. И. Голенкина, он уже получил известность как специалист по семейству зонтичных. Ему для определения присылали материал с разных концов России и из-за рубежа. Уже перед 1914 г. он начал работать над филогенетической системой покрытосемянных растений. Во время гражданской войны, когда гербарный материал для изучения стало получать невозможно, Б. М. перенес свое внимание на теоретические вопросы ботаники. Будучи широко эрудированным ученым и прекрасно зная литературу, он умел почувствовать, куда должна пойти наука в ближайшее время и в какой области особенно необходим фактический материал. Поэтому в своей лаборатории он старался развивать сравнительную анатомию цветка и плода с использованием этих данных в систематике растений. Уделялось внимание и биологии цветка, и, конечно, изучению местной флоры и растительности. Сам Б. М. в это время заканчивал построение родословного дерева покрытосемянных растений на основе новых принципов, доведя разработку до семейств, а также прорабатывал некоторые вопросы эволюционной теории. Резуль-

таты своих построений и выводов Б. М. доложил на Ботаническом съезде осенью 1921 г., на котором довелось присутствовать и мне.

Первый Всероссийский съезд ботаников в 1921 г. в Петрограде имел особенное значение. Уже во время первой мировой войны общение между учеными было затруднено. Журналы стали выходить реже и с запозданиями. Многие ботаники были призваны в армию. Во время гражданской войны в стране, разрезанной фронтами, связи между учеными совсем прекратились. Поэтому встречи на съезде в Петрограде все ждали с нетерпением. Помимо личных общений многие видели в съезде единственную возможность довести до всеобщего сведения результаты своих работ. Среди массы докладов самого разнообразного содержания и профиля особое внимание привлекли доклады Б. М., по всеобщему признанию явившиеся «гвоздем» съезда. Его сообщения о системе покрытосемянных растений, симбиогенезисе были сугубо полемичны, тревожили мысль и вызвали массу откликов и выступлений. Доложенные с присущей Б. М. живостью и четкостью изложения, с полным использованием всех голосовых средств, позволяющих ему оттенять то или иное место в изложении, эти доклады произвели сильное впечатление и обсуждались не только в аудитории, но и в кулуарах. Именно в такой обстановке после одного из докладов Б. М. мне довелось услышать замечание В. Л. Комарова, который, обсуждая доклад с группой пожилых ботаников, говоря о Б. М., раздраженно воскликнул: «Это какой-то большевик в науке!». Слова В. Л. слышали многие, дошли они и до Б. М., который впоследствии гордился таким эпитетом, считая, что они правильно отражают его отношение к науке, в которой он прокладывает новые пути. В. Л. с высказываниями Б. М. по филогении растений явно не соглашался, но в аудитории с кафедры возражал Б. М. осторожно и больше интересовался деталями, долго рассматривая графическую схему «родословного дерева» покрытосемянных. Хотя В. Л. внешне на съезде высказывался сдержанно и корректно, позже он написал под псевдонимом В. Леонтьев памфлет «Филогения в Воронеже (пьеса в одном действии)», который был отпечатан типографским способом и ходил по Петрограду «на правах рукописи».

Б. М. любил и знал книгу. Он был всегда в курсе новейшей литературы по интересующим его вопросам. Живя в Воронеже, он нередко имел новейшие издания, которые еще не дошли до Москвы и Ленинграда. В значительной мере этому способствовала постоянная деловая связь с известной книготорговлей Вейгеля в Лейпциге. Еще учась в Московском университете, Б. М. выписывал книги от Вейгеля. Во время первой мировой войны всякая переписка с Вейгелем прекратилась. И вдруг, кажется в 1924 г., Б. М. получил письмо от Вейгеля, пересланное ему из Москвы, в котором предлагалось возобновить выписку книг. В двадцатых годах члены секции научных работников в Союзе работников просвещения пользовались правом переводить 10 рублей в месяц на приобретение за рубежом книг, мелкого лабораторного оборудования, реактивов. Однако такой расход весомо ложился на скромный бюджет научного сотрудника, но Б. М. сразу стал использовать это право для заказов книг у Вейгеля и посоветовал делать это и мне. Вейгель не только высылал имеющиеся у него книги, но присылал все новейшие каталоги, проспекты, брался за розыск старых и редких книг на любом языке. Немало ценных книг получили от Вейгеля Б. М., К. К. Зажурило и я. Антиквариат Вейгеля был сожжен авиацией наших союзников в 1945 г.

Старые русские издания Б. М. разыскивал у букинистов в Москве, которых он знал и регулярно обходил при каждом приезде. В Ленинграде книги для Б. М. чаще разыскивал я, так как он сам до Ленинграда добирался редко, уставая и от дороги, и от попутного пребывания в Москве. В Ленинграде в то время было очень много букинистических магазинов и лавочек. Можно было найти ценные книги и на «развалах» на рынках. В подвалах Апраксина рынка существовала торговля «Любая книга на вес по 50 коп. килограмм». Там можно было найти редчайшие книги, но для этого надо было пересмотреть массу неразобранных книг, иногда сваленных в кучу. Некоторые книги я искал годами, всегда имея с собой список пожеланий Б. М. И если после многолетних поисков книгу удавалось найти, восторгам Б. М. не было

конца. Подбирая литературу по дарвинизму, он очень хотел иметь книгу Гранта Аллена «Чарльз Дарвин», вышедшую в русском переводе в 1887 г., о которой он знал только по объявлениям. Мне удалось найти ее после десятилетних поисков. Второй раз я нашел ее уже в 1946 г. и подарил Б. М., о чем он не переставал упоминать при каждой нашей встрече. Если Б. М. хотел приобрести книгу, он готов был заплатить за нее любую цену. Этим пользовались букинисты в Воронеже, где его все знали. Стоило ему прицениться к книге, как на нее сразу поднимали цену, даже если сам он ее и не покупал. Его домашняя библиотека была подобрана очень продуманно. В ней было все, что могло потребоваться для справок при научной работе и для подготовки к лекциям по любому из читаемых им курсов и по смежным специальностям, по любой отрасли ботаники и по общим вопросам биологии. Одно время у нас возникла мысль составить каталог этой библиотеки как пособие для молодых ботаников, но этому помешала война. При эвакуации во время войны Б. М. смог взять с собой лишь незначительную часть книг, причем отбирал их по признаку необходимости для подготовки педагогического процесса и самых необходимых справок. Поэтому многие ценнейшие и редкие издания, многие из которых были с автографами русских и зарубежных ученых, остались в Воронеже и погибли, как и вся его библиотека. В его библиотеке было очень большое количество оттисков статей с автографами авторов со всех концов света и много портретов ботаников с дарственными надписями, из которых он взял с собой лишь очень немногие. После войны Б. М. также с любовью подбирал книги для своей библиотеки, но восстановить ее уже было невозможно. Из беллетристики в библиотеке Б. М. были только очень немногие книги, дорогие ему по воспоминаниям детства и очень немногие понравившиеся позднее. Он чаще пользовался услугами библиотек, не стремясь иметь такую книгу дома. И это вполне понятно, так как времени для чтения оставалось у Б. М. очень мало и перечитывал он однажды прочитанную книгу очень редко и, как правило, через много лет.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47+57):58

ОЛЬГА ВЛАДИМИРОВНА ЧЕРНЕВА
(к 70-летию со дня рождения)

R. V. KAMELIN. OLGA VLADIMIROVNA TSCHERNEVA (ON THE OCCASION OF HER 70th BIRTHDAY)

В XX в. в русской ботанике резко увеличилось число женщин-ученых, многие из которых сумели продемонстрировать образцы выдающихся исследований в самых разных отраслях науки. Среди них достойное место принадлежит ведущему научному сотруднику Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук (БИН РАН), доктору биологических наук О. В. Черневой.



О. В. Чернева родилась 2 декабря 1929 г. в Ташкенте, где закончила биолого-почвенный факультет Среднеазиатского государственного университета (САГУ). Ее учителями были акад. АН УзССР, проф. Е. П. Коровин и заведующий Гербарием САГУ А. И. Введенский. Природный ум, художественная одаренность, яркая внешность О. В. обратили внимание знатока флоры Средней Азии и выдающегося систематика А. И. Введенского, который стал руководителем О. В. в аспирантуре Института ботаники АН УзССР по теме «*Cynareae* флоры Узбекистана».

В 1956 г. О. В. защитила кандидатскую диссертацию, а в период с 1959 по 1962 г. она уже старший научный сотрудник Института ботаники АН УзССР и активнейший участник завершающейся в то время «Флоры Узбекистана». В 5-м томе этой критической сводки, создававшейся под руководством А. И. Введенского, О. В. обработала 23 рода из *Gentianaceae* (семейство в целом), *Menyanthaceae*, *Boraginaceae* и *Rubiaceae* (полностью все роды семейства). В шестом же, завершающем томе ею были обработаны 38 родов *Compositae* (трибы *Senecioneae*, *Echinopeae* и *Cynareae*). В 1962 г. вышел в свет 27-й том «Флоры СССР», в котором О. В. обработала роды *Cousinia*, *Anura* (новый для науки), *Lipskyella*, *Hypacanthium*, *Schmalhausenia* (254 страницы текста тома).

В те годы О. В. много раз принимала участие в экспедициях в горную Среднюю Азию. Вместе с И. И. Гранитовым, А. И. Введенским, С. С. Ковалевской и др. она посетила хребты Зап. Тянь-Шаня, Памиро-Алая, Копетдага. Гербарный материал этих поездок был тщательно обработан и хранится в Гербарии Института ботаники АН Узбекистана (TASH).

В 1962 г. О. В. по семейным обстоятельствам переехала в Ленинград (она вышла замуж за В. Я. Френкеля, крупного физика и выдающегося историка науки). В Ленинграде она получила должность младшего научного сотрудника Гербария БИН АН СССР (и оставалась таковым вплоть до 1975 г.). Здесь она обработала род *Cousinia* для «Флоры Киргизской ССР» и сем. *Labiatae* для сводки «Растения Центральной Азии», а затем и основную часть сем. *Iridaceae* для «Определителя растений Средней Азии». Деятельное участие в подготовке и проведении Международного ботанического конгресса (Ленинград, 1975 г.), затем участие в создании Ученого Совета по защите докторских диссертаций при БИН АН СССР, ученым секретарем которого О. В. затем довелось работать, отнимали немало времени и сил. Ведь в те годы через Ученый Совет при БИН проходила подавляющая часть защит докторских диссертаций по ботанике в СССР. Участвовала О. В. и в завершающих томах «Жизни растений», где дала характеристики семейств *Euphorbiaceae* и *Dichapetalaceae*. О. В. продолжала разработку новой системы рода *Cousinia* — одного из особо полиморфных и сложнейших родов *Compositae* (более 660 видов). Она выявила основные закономерности географического распределения видов этого рода (и разделения его по 2 основным центрам разнообразия, а по существу и по 2 филумам), затем освоила методики анализа покровов семянок, пыльцы, хромосомных наборов и еще более детально выяснила дифференциацию видов рода в этих основных центрах разнообразия. На этой базе О. В. создала новый вариант системы рода, который стал основой ее докторской диссертации, блестяще защищенной в 1988 г. Еще ранее О. В. сменила В. П. Бочанцева на посту куратора сектора Средней Азии и Казахстана Гербария БИН АН СССР.

После защиты докторской диссертации она вновь публикует крупные обработки рода *Cousinia* для «Флоры Таджикской ССР» (122 стр.) и родов *Cousinia* и *Jurinea* для «Определителя растений Средней Азии» (130 стр. в X томе этой сводки). Одновременно она обрабатывает ряд родов (главным образом из *Cynareae*) для «Флоры европейской части СССР» и для «Конспекта флоры Кавказа». Постепенно она начинает монографический пересмотр системы крупного рода *Compositae* — *Jurinea* (более 250 видов). Эти работы постоянно подтверждают и укрепляют авторитет О. В. Черневой в мировой систематике цинароидных сложноцветных. В конкуренции с крупнейшим австрийским систематиком и флористом К. Х. Рехингером О. В., безусловно, стала авторитетнейшим мировым специалистом по родству рода *Cousinia* и является единственным в мире знатоком сложнейшей группы сложноцветных — родства *Jurinea* в полном объеме.

Всего О. В. опубликовала свыше 130 работ. Все работы выполнены с большой тщательностью и мастерством глубокого систематика и являются неоценимым вкладом в познание сложнейшего и обширнейшего семейства сложноцветных.

С 1992 г. О. В., исполняя обязанности куратора сектора Средней Азии и Казахстана, одновременно является заместителем заведующего Гербарием БИН РАН. В руководстве Гербария БИН РАН — одного из крупнейших гербариев мира — О. В. Чернева олицетворяет неразрывную связь разных поколений систематиков, а также хранит традиции одной из славных школ русской систематики — ташкентской. В коллективе Гербария О. В., входя в его руководство, старается быть уравновешенной, терпеливой, мягкой, т. е. проявляет все те качества, которые и составляют особую женскую мудрость. Нельзя не отметить и такие прекрасные черты характера Ольги Владимировны, как отзывчивость, обязательность, высокое чувство долга и очень доброжелательное отношение к коллегам и друзьям.

Пожелаем ей доброго здоровья и благополучия. Надеемся на то, что она и в дальнейшем будет радовать нас научными свершениями, достойными ее ума и таланта.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ОЛЬГИ ВЛАДИМИРОВНЫ ЧЕРНЕВОЙ

1956. *Cynareae* флоры Узбекистана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент. С. 30.

1959. Памироалайские кузинии секции *Homalochaetae* // Бот. матер. Гербария Ин-та ботаники АН УзССР. Вып. 15. С. 33—52.

1961. Новые виды *Cynareae* (*Compositae*) из Средней Азии // Там же. Вып. 16. С. 51—63.

Среднеазиатские виды секции *Oppositifolia* рода *Asperula* // Там же. С. 64—76.

Семейство *Gentianaceae* // Флора Узбекистана. Ташкент: Изд-во АН УзССР. Т. 5. С. 95—109.

Семейство *Menyantaceae* // Там же. С. 109—110.

Семейство *Boraginaceae* // Там же. С. 158—169, 243—249. (Совместно с К. З. Закировым).

Семейство *Rubiaceae* // Там же. С. 530—559.

1962. Опыт системы рода *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) флоры СССР // Бот. матер. Гербария Ин-та ботаники АН УзССР. Вып. 17. С. 77—108.

Семейство *Compositae* (*Senecioneae*, *Echinopeae*, *Cynareae* // Флора Узбекистана. Ташкент. Изд-во АН УзССР. Т. 6. С. 197—416.

Семейство *Compositae* (*Cynareae*: роды: *Anura*, *Cousinia*, *Lipskyella*, *Hypacanthium*, *Schmalhausenia* // Флора СССР. М.; Л.: Наука. Т. 27. С. 107—361.

1965. 250-летие Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР // Узбек. биол. журн. Т. 6. С. 67—68.

Новый вид рода *Scutellaria* L. из Центральной Азии // Новости сист. высш. раст. Т. 2. С. 220—221.

Род *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) // Флора Киргизии. Фрунзе: Илим. Т. 11. С. 242—299. (Совместно с Е. В. Никитиной).

1966. Виды рода *Cousinia* Cass. // Список растений Гербария флоры СССР. Л.: Наука. Вып. 93.

Вид рода *Lipskyella* Juz. // Там же.

1970. Семейство *Labiatae* // Растения Центральной Азии. Л.: Наука. Т. 5. С. 9—95.

1971. Новый вид рода *Echinops* L. из секции *Chamaechinops* Bunge // Новости сист. высш. растений. Т. 8. С. 243—246. (Совместно с Р. В. Камелиным).

О новом для СССР виде рода *Jurinea* Cass. // Там же. С. 252—253. (Совместно с А. А. Мещеряковым).

О новом для СССР виде рода *Alfredia* Cass. // Там же. С. 253—254.

Род *Crocus* L. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент: Фан. Т. 2. С. 122—123.

Род *Iris* L. // Там же. С. 124—132.

Род *Iridodictyum* Rodion. // Там же. С. 139—140.

Род *Gynandriris* Parl. // Там же. С. 140.

Род *Gladiolus* L. // Там же. С. 141.

1972. Новый вид рода *Salvia* из Северной Африки // Бот. журн. Т. 57. № 1. С. 101—102.

1974. Критический анализ географического распространения рода *Cousinia* Cass. // Бот. журн. Т. 59. № 2. С. 183—192.

1977. Виды семейства *Iridaceae* // Список растений Гербария флоры СССР. Л.: Наука. Вып. 104.

Новинки Бадхызской флоры, I // Бот. журн. Т. 62. № 8. С. 1201—1203. (Совместно с В. П. Бочанцевым).

Новый вид котовника из Средней Азии // Бот. журн. Т. 62. № 8. С. 397—398.

1978. Новинки Бадхызской флоры, II // Бот. журн. Т. 63. № 11. С. 1597—1605. (Совместно с В. П. Бочанцевым и Р. В. Камелиным).

1979. Анализ анатомических структур покровов семянки рода кузиния (*Cousinia*) сем. Сложноцветных // Бот. журн. Т. 64. № 12. С. 1738—1749. (Совместно с Е. А. Шурухиной).

1980. Сем. Молочайные // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 5. Ч. 2. С. 135—141.

Сем. Дихапеталовые // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 5. Ч. 2. С. 141—142.

1982. Морфология пыльцы и ультраструктура палинодермы видов рода *Cousinia* (*Asteraceae*) в связи с систематикой рода // Бот. журн. Т. 67. № 5. С. 581—589 + 6 рис. (Совместно с Л. А. Куприяновой).

1983. Положение рода *Cousinia* Cass. в подтрибе *Carduinae* Dumort (*Asteraceae*) // Тез. докл. VII делегат. съезда ВБО. Л.: Наука. С. 35—36.

Род *Hypacanthium* (*Asteraceae*) и его представители в Средней Азии // Бот. журн. Т. 68. № 5. С. 632—635.

1985. Числа хромосом видов рода *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) // Бот. журн. Т. 70. № 6. С. 856—857.

1988. Конспект системы рода *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) флоры СССР // Бот. журн. Т. 73. № 6. С. 870—876.

Кузинии (*Cousinia* Cass.) флоры СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л. С. 30.

Новые надвидовые таксоны рода *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) // Бот. журн. Т. 73. № 4. С. 594—597.

Система рода *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) флоры СССР, I // Новости сист. высш. растений. Т. 25. С. 145—158.

Что такое *Jurinea longifolia* DC. // Там же. С. 158—159.

1989. Новый вид кузинии (*Cousinia* Cass., *Asteraceae*) из Средней Азии // Новости сист. высш. растений. Т. 26. С. 162—164.

Система рода *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) флоры СССР, II // Там же. С. 164—172.

1990. Вопросы эволюции рода *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) // Бот. журн. Т. 75. № 6. С. 811—815.

Система рода *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) флоры СССР, III // Там же. Т. 27. С. 164—171.

1991. Памяти Виктора Петровича Бочанцева (1910—1990) // Бот. журн. Т. 76. № 8. С. 1179—1187. (Совместно с Р. В. Камелиным).

Род *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) // Флора Таджикистана. Л.: Наука. Т. 10. С. 22—144.

1993. Новый вид рода *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) из Средней Азии // Новости сист. высш. растений. Т. 29. С. 122—123.

Род *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) // Определитель растений Средней Азии. Ташкент: Фан. Т. 10. С. 269—352.

Род *Jurinea* Cass. (*Asteraceae*) // Там же. С. 371—399. (Совместно с Т. И. Цукерваник).

1994. *Asteraceae* (*Echinopeae*, *Cynareae*) // Флора европейской части СССР. СПб.: Наука. Т. 7. С. 207—251.

Виды рода *Jurinea* Cass. (*Asteraceae*) во флоре Кавказа // Бот. журн. Т. 79. № 5. С. 114—126.

1996. Новые виды рода *Cousinia* Cass. (*Asteraceae*) из Средней Азии // Новости сист. высш. растений. Т. 30. С. 153—157.

1998. Конспект видов секций *Stechmannia* и *Derderia* рода *Jurinea* (*Asteraceae*) // Бот. журн. Т. 83. № 9. С. 98—105.

Критический обзор видов секций *Corymbosae* Benth. и *Suffrutescens* Iljin рода *Jurinea* Cass. (*Asteraceae*) // Новости сист. высш. растений. Т. 31. С. 250—256.

Рудольф Владимирович Камелин (к 60-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 83. № 8. С. 133—148. (Совместно с А. К. Сытиным).

1999. Конспект видов секций *Olgae*, *Nanae*, *Pendentiflorae* рода *Jurinea* (*Asteraceae*) // Бот. журн. Т. 84. № 8. С. 112—119.

2000. Критический обзор видов секции *Neobellae* Nemirova рода *Jurinea* Cass. (*Asteraceae*) // Новости сист. высш. растений. Т. 32. С. 170—178.

Новые виды рода *Jurinea* (*Asteraceae*) из Средней Азии // Бот. журн. Т. 85. № 1. С. 126—128. (Совместно с Р. В. Камелиным).

Конспект видов секций *Stenocephalae*, *Jurinea* рода *Jurinea* (*Asteraceae*) // Бот. журн. Т. 85. № 12. С. 113—117.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 22 V 2000

УДК 92(47 + 57) : 581.4

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 12

БОРИС НИКОЛАЕВИЧ ЗАМЯТНИН

(к 100-летию со дня рождения)

O. A. SVJAZEVA. BORIS NICOLAYEVICH ZAMJATNIN
(ON THE OCCASION OF HIS CENTENARY)

2 октября 2000 г. исполнилось 100 лет со дня рождения ботаника, дендролога, ученого садовода, кандидата биологических наук, старшего научного сотрудника Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, куратора дендроколлекции парка БИН Бориса Николаевича Замятнина. Б. Н. относится к тому поколению россиян, которому выпала суровая доля защищать свою Родину в Великую Отечественную войну, а затем поднимать из руин разрушенное этой войной.

Б. Н. родился в г. Павловске Воронежской губ. в семье акцизного чиновника дворянского происхождения Н. Е. Замятнина, который скончался в 1905 г., оставив сыновей на попечении жены. Поэтому трудовую деятельность Б. Н. начал в 15 лет, устроившись на 2 года чертежником на железной дороге в Воронеже. В 1918 г. после окончания Воронежского 1-го реального училища он поступил на Растениеводческий



Б. Н. Замятнин в саду БИН.

Редкий снимок, публикуется впервые.

факультет Воронежского сельскохозяйственного института, который окончил в 1924 г. Однако, став студентом, Б. Н. начал работать в различных биологических учреждениях Воронежа. Еще заканчивая обучение в училище, он был принят на должность практиканта в Естественно-исторический музей губернского земельного управления Воронежа, где под руководством Л. Г. Раменского приобщился к исследованиям растительного покрова области. В 1919 и 1920 гг. Б. Н. — штатный практикант на Ботанической опытной станции Воронежского сельскохозяйственного института, где занимается культивированием лекарственных растений и содержанием коллекции местной флоры. В 1921 г. он получил приглашение организовать учебно-опытный ботанический питомник при кафедре ботаники в Воронежском университете, с которым затем на многие годы связал свою деятельность, пройдя путь от лаборанта до старшего научного сотрудника. В 1930 г. началась педагогическая деятельность Б. Н.: он читал курс ботаники на заочном отделении вновь организованного Педагогического института, а в 1933—1936 гг. — в Воронежском зоотехническо-ветеринарном институте. Стремление к экспериментальной работе заставило Б. Н., не прекращая преподавательской деятельности, перейти на заведывание бота-

ническим садом Педагогического института. В 1938 г. при организации Ботанического сада при Воронежском университете (ВГУ) он был приглашен на должность научного сотрудника сада, став впоследствии ученым садоводом, заведующим отделами систематики и интродукции растений.

Первые печатные работы Б. Н. написал в соавторстве с Г. Э. Гроссетом; они посвящены изучению флоры окрестностей Воронежа. Б. Н. еще в Реальном училище увлекся ботаникой, перечитал немало книг, изучил окрестные леса, болота, овраги, собирая гербарий местной флоры, тщательно этикетируя и определяя его. Этот гербарий, содержащий около 700 видов растений, послужил впоследствии основой для публикации статей в 1925 и 1935 гг.

Узкая направленность преподавания в Сельскохозяйственном институте не удовлетворяла Б. Н. Интерес к ботанике, желание разобраться во многих сложных и увлекательных вопросах жизни растений заставляли его серьезно заниматься самообразованием. Этому способствовали и лекции по ботанике, читаемые Б. А. Келлером, и практические занятия, проводимые Б. М. Козо-Полянским. Именно Козо-Полянскому он был обязан более глубокими знаниями и значительным расширением своего кругозора.

В марте 1942 г. Б. Н. был призван в Красную Армию и направлен в Москву на Курсы усовершенствования командного состава при Военной академии химической защиты. С сентября 1942 г. по октябрь 1945 г. Б. Н. — сначала командир взвода, а затем начальник Полевой химической лаборатории 73-й Гвардейской стрелковой сталинградско-дунайской краснознаменной дивизии — прошел путь от Сталинграда до Австрии (через Румынию, Болгарию, Югославию и Венгрию). Награжден 5 медалями.

После демобилизации из армии Б. Н. решает связать свою дальнейшую научную работу с БИН. 23 октября 1945 г. он был зачислен в Ботанический сад БИН старшим лаборантом. Ботанический сад, сильно пострадавший во время блокады Ленинграда и потерявший немало опытных садоводов, утратил многие из ранее процветавших в саду культур. Восстановление некоторых из них легло на плечи Б. Н. Одной из таковых была культура Виктории регии, требовательной к внешним условиям и способам выращивания. Об этом растении Б. Н. позднее подготовил книгу «Виктория регия — гигантская водяная лилия Южной Америки», которая была опубликована в 1980 г., уже после его смерти А. Г. Головачем. Много сделал Б. Н. и для увеличения коллекций растений в оранжереях и открытом грунте, для выхаживания тропических и субтропических растений, прибывших из южных районов СССР и из-за рубежа.

Следующим и основным этапом работы Б. Н. в Саду БИН стало восстановление коллекции древесных растений парка, которая пострадала за годы войны от отсутствия ухода, обстрелов и особенно от суровой зимы 1941/42 г., последовавшей за не менее суровой зимой 1939/40 г. Став куратором дендроколлекции парка и питомников и будучи человеком творческим, по хорошему неугомонным, Б. Н. всю свою энергию направил на массовое интродукционное испытание древесных растений из разных географических зон. Этому способствовало наличие в те годы в Саду БИН 3 древесных питомников и молодых, увлеченных работой садоводов. Этому же способствовало и участие Б. Н. в создании справочника «Деревья и кустарники СССР». Б. Н. — один из основных авторов этого справочника, участвовал в составлении 5 томов, для которых написал свыше 38 печатных листов текста. Он внес в рукопись много новых данных, полученных на основе его личных наблюдений. Особого внимания заслуживают его обработки родов Береза, Клен, Калина. За участие в создании «Деревьев и кустарников СССР» Б. Н. вместе с 4 другими авторами был представлен на соискание Ленинской премии 1963 года.

К 1958 г. трудами Б. Н. дендроколлекция Сада БИН достигла довоенного уровня (662 таксона), причем изменилась качественно за счет появления таких растений, как гингко, метасеквойя, микробиота, калопанакс и др. Рост коллекции, хорошее состояние парка позволили Б. Н. издать в 1961 г. «Путеводитель по парку Ботанического института». Этот путеводитель существенно отличался от предыдущих

описаний парка тем, что не только представлял всю коллекцию парка, но и был действительно путеводителем с описанием маршрута и схемами размещения растений.

Все последующие годы Б. Н. работал над созданием рукописи, посвященной результатам интродукционного испытания древесных растений в Саду БИН, но завершить ее, к сожалению, не успел. Интродукционная работа у Б. Н. не ограничивалась испытанием растений. Она ставила перед ним многие научные вопросы: о задачах и сущности акклиматизации растений, о понимании систематических категорий в связи с вопросами интродукции, о морфологической изменчивости при переносе растений в новые условия и др.

В 50—60-е гг. XX в. у Ботанического сада БИН существовали тесные контакты с Управлением садово-паркового хозяйства города. Декоративные растения, испытанные в Саду, нередко передавались в городские парки и скверы. Б. Н. принимал в этом самое активное участие. Сохранились наброски его статей: «О некоторых новых и малоизвестных деревьях и кустарниках, перспективных для применения в скверах и парках Ленинграда», «Пути обогащения и улучшения ассортимента деревьев и кустарников для озеленения городов и задачи ботанических садов и опытных станций». Много внимания уделял Б. Н. истории Сада БИН. Он немало поработал в архивах Москвы и Ленинграда, интересуясь списками растений, доставленных в Петербург в первые годы его существования. По генеральным каталогам составил картотеку всех таксонов древесных растений парка и подбирал материал по истории отдельных экземпляров. Его особой любовью были хвойные, особенно пихты, а также клены, березы, кизильники. Б. Н. принадлежит статья «О дате основания Аптекарского огорода на Аптекарском острове в Петербурге» (1964).

Б. Н. ратовал за создание сводного каталога интродуцированных растений всех ботанических садов страны, программу которого он предложил в 1953 г. Однако для такой работы была необходима тщательная идентификация всех растений во всех коллекциях. И в качестве прелюдии к ней Б. Н. подготовил любопытную рукопись «Об источниках ошибок в названиях растений, выращиваемых в ботанических садах», которая готовится О. А. Связевой к публикации.

Б. Н. постоянно привлекался к работе других отделов БИН по изучению территории Главного Туркменского канала и Геоботаническому обследованию Заволжья. Летом 1952 г. он участвовал в экспедиции БИН совместно с Комплексной научной экспедицией АН СССР по полезащитному лесоразведению, проводившей геоботаническое обследование западной части междуречья Волга—Урал. Одним из итогов этой работы стала геоботаническая карта междуречья Волга—Урал в масштабе 1 : 200 000, авторский макет 4 листов которой и поконтурные ведомости к ним составлены Б. Н.

В августе 1958 г. трест «Госзеленхоз» (Москва) направил Б. Н. в Липецкую обл. на Лесостепную опытную станцию для проверки состояния коллекций и проводимой на ней научной работы. Необходимость поездки была вызвана смертью руководителя станции Н. К. Вехова. Б. Н. со всей тщательностью не только проанализировал и дал заключение о возможности дальнейшей работы станции, но составил в помощь оставшимся без руководителя сотрудникам 2 подробные методические записки по основным темам.

Б. Н. являлся серьезным, высококвалифицированным, требовательным к себе добросовестным специалистом. Он был членом Всесоюзного ботанического общества, работал в Совете ботанических садов СССР, принимал участие в ботанических съездах и конференциях, рецензировал книги. Скончался он летом 1971 г. в Ленинграде.

Все годы работы в Ботаническом саду БИН Б. Н. был неразлучен с фотоаппаратом. Еще в молодости он увлекся фотографией, руководил специальными фотокружками для студентов и аспирантов в ВГУ и был хорошим мастером в области фотографии разного назначения: от съемок пейзажей до подготовки микропрепаратов. 16 фотоиллюстраций растений, сделанных Б. Н., были опубликованы в издани

«Vegetationsbilder» (1928, 1931) в Йене. Сохранилось немало сделанных им фото и слайдов портретов растений и видов Сада БИН.

Борис Николаевич любил парк Ботанического сада БИН, посвятил ему более 20 лет жизни и обогатил многими редкими и декоративными экземплярами, оставив о себе добрую и светлую память.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Б. Н. ЗАМЯТНИНА

1925. Новые материалы к флоре окрестностей г. Воронежа // Бюл. О-ва естествоиспытателей при Воронеж. гос. ун-те. Т. I. Вып. I. С. 9—16. (Совместно с Г. Э. Гроссетом).

1928. Vegetationsbilder. R. 19. H. 1/2. Taf. 11A, B, 12A, B (в статье: B. M. Kozo-Poljanski. Graziale Pflanzenrelikte auf dem Orel-Kurskischen Plateau in Süden der Mittelrussischen Hochebene, 1).

1931. Vegetationsbilder. R. 22. H. 2. Taf. 7(A, B)—12(A, B). (Совместно с Б. М. Козо-Полянским в статье: B. M. Kozo-Poljanski. Xeratherme Relikten am Flusse Tichaja Ssosna (Südrussland)).

1934. Статьи по таксонам цветковых растений (Роды: Адонис, Аир, Акация, Аконит и др.) // Энциклопедический словарь Центрально-Черноземной обл. Воронеж: Коммуна. Т. I. С. 6, 23, 26, 27, 39, 48, 110, 128, 171—174, 207, 233, 236, 277, 285, 314, 342, 343, 413, 447.

1935. Новые материалы по инвентаризации флоры окрестностей г. Воронежа // Тр. Воронеж. гос. ун-та. Т. 7. С. 147—152. (Совместно с Г. Э. Гроссетом).

1936. Геоботаническая карта Воронежской области // Настольный атлас Воронежской области. Воронеж: Коммуна.

1938. Выступления в прениях на Совещании по истории флоры и растительности СССР (Ленинград, 25—29 янв. 1938 г.) // Сов. ботаника. № 2. С. 22, 59, 75.

1941. *Pancratium maritimum* на Батумском побережье // Сов. ботаника. № 5-6. С. 39—42. (Совместно с С. В. Голицыным).

1946. Жизнь растений. Л.: Лениздат. 83 с. (Совместно с Т. В. Олейниковой).

1950. [Рец.] Д. Х. Кэмпбел. Ботанические ландшафты земного шара. Очерки по географии растений. М.: Изд-во иностр. лит. 1948 // Природа. № 11. С. 93—95.

[Рец.] Родин Л. Е. Пять недель в Южной Америке. Впечатления натуралиста. М.: Географгиз. 1949 // Природа. № 9. С. 95—96. (Совместно с Б. Н. Гиммельфарб).

1951. Ключ для определения семейств древесных и кустарниковых пород покрытосеменных (*Angiospermae*) // Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 2. С. 7—19.

О нижней завязи осевого происхождения (критический реферат работ Ф. Буксбаума) // Бот. журн. Т. 36. № 1. С. 89—92.

Основы морфологической интерпретации нижней завязи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 10 с.

Род *Betula* L. — Береза // Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 2. С. 266—334.

Сем. *Betulaceae* C. A. Agardh. — Березовые // Там же. С. 264.

1952. К биологии кавказской дряквы (*Cyclamen ibericum* Stev.) // Тр. БИН АН СССР. Сер. 6. Вып. 2. С. 325—327.

1953. Ольхообразная ветка березы // Бот. журн. Т. 38. № 3. С. 414—418. (Совместно с З. Т. Артюшенко и С. Я. Соколовым).

Сводный каталог фондов ботанических садов СССР // Бюл. ГБС АН СССР. Вып. 15. С. 82—84.

1954. Роды Дриада, куропаточья трава — *Dryas* L., Итея — *Itea* Gronov., Кизильник — *Cotoneaster* Medic., Схизофрагма — *Schyzophragma* Siebold. et Zucc., Холодискус — *Holodiscus* Maxim. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 3. С. 614—616, 173, 344—369, 172—173, 343—344.

Сем. Аноновые — *Anonaceae* DC. // Там же. С. 109—110.

Сем. Багрянниковые — *Cercidiphyllaceae* Van Tiegh // Там же. С. 12—14.

Сем. Каликантовые — *Calycanthaceae* Lindl. // Там же. С. 103—109.

Сем. Лардизабаловые — *Lardizabalaceae* Lindl. // Там же. С. 43—46.

Сем. Луносемянниковые — *Menispermaceae* DC. // Там же. С. 71—75.

Сем. Монимиевые — *Monimiaceae* Dumort. // Там же. С. 110—111.

Сем. Розоцветные — *Rosaceae* Juss. Характеристика, таблица для определения родов // Там же. С. 256—261. (Совместно с А. С. Лозина-Лозинской).

Сем. Троходендроновые — *Trochodendraceae* Prantl // Там же. С. 9—12.

Сем. Эвкоммиевые — *Eucommiaceae* Van Tiegh // Там же. С. 14—19.

Основные закономерности распределения растительности и геоботаническое районирование северного Прикаспия в пределах междуречья Волга-Урал // Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. М.; Л.; Изд-во АН СССР. С. 9—30. (Совместно с И. В. Лариным, Е. В. Шифферс, Ф. Я. Левиной и др.).

Теория и методы акклиматизации растений // Вестн. АН СССР. № 2. С. 92—95. (Совещ. в БИН АН СССР).

Brezova vetev ve tratu olsove vetve // Sw. Veda. Biologia: № 3. (Совместно с З. Т. Артюшенко и С. Я. Соколовым).

1957. Наиболее зимостойкие из форзиций // Зеленое строительство. Сб. научно-производственных работ / Под ред. А. Г. Головача. Л. С 13—16.

1958. О культуре метасеквои в открытом грунте // Бюл. ГБС АН СССР. Вып. 31. С. 116—117.

[Рец.] Jacobsen, Hermann. Handbuch der sukkulenten Pflanzen. Jena: Veb. G. Fischer, 1954—1955. Вып. 1—3 // Бот. журн. Т. 43. № 3. С. 450—451.

Сем. Бобовые — *Leguminosae* Juss. Характеристика, таблица для определения родов // Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 9—17.

Сем. Кактусовые — *Cactaceae* Lindl. // Там же. С. 857—879.

Сем. Кариковые — *Caricaceae* Dumort. // Там же. С. 854—857.

Сем. Кленовые — *Aceraceae* Lindl. // Там же. С. 405—499.

Сем. Кориариевые — *Coriariaceae* Horaninov, Медовиковые — *Melianthaceae* Endl., Молочайные — *Euphorbiaceae* J. St.-Hil., Сабиевые — *Sabiaceae* Blume, Сапиндовые, или Мыловниковые, — *Sapindaceae* Juss., Страстоцветовые — *Passifloraceae* Lindl., Флакуртиевые — *Flacourtiaceae* Dumort., Цирилловые — *Cyrillaceae* Lindl., Эвкрифиевые — *Eucryphiaceae* Gay // Там же. С. 299—302, 524—526, 269—287, 523—524, 511—523, 847—854, 841—845, 341—342, 752—754.

1960. Роды: Аделия — *Adelia* R. Br., Османтус — *Osmanthus* Lour., Филирея — *Phillyrea* L., Фонтанезия — *Fontanesia* Labill., Форсиция — *Forsythia* Vahl, Хионантус — *Chionanthus* L. // Там же. Т. 5. С. 480—482, 477—480, 474—477, 405—406, 430—434, 482—484.

Сем. Маслинные — *Oleaceae* Lindl. Характеристика, таблица для определения родов // Там же. С. 403—405.

1961. Путеводитель по парку Ботанического института. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 125 с.

1962. Род Калина — *Viburnum* L. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 6. С. 158—194.

Сем. Ластовневые — *Asclepiadaceae* Lindl. // Там же. С. 25—31.

1963. К уточнению характеристики *Microbiota decussata* Kom. // Бот. мат. Герб. БИН АН СССР. Т. 22. С. 43—50.

[Рец.] Н. Г. Акимочкин. Итоги интродукции древесных и кустарниковых пород на Лесостепной опытно-селекционной станции за 35 лет. Ефремов: Изд-во М-ва коммунального хоз-ва РСФСР, 1961 // Бот. журн. Т. 48. № 7. С. 1065—1067.

1964. О дате основания Аптекарского огорода на Аптекарском острове в Петербурге // Бот. журн. Т. 49. № 2. С. 291—293.

Случай скрытого полового диморфизма у багрянолистника в раннем возрасте // Бюл. ГБС АН СССР. Вып. 53. С. 81—82.

1966. [Рец.] И. И. Галактионов, А. В. Ву, М. Л. Стельмахович. Декоративные деревья и кустарники для озеленения городов Европейской части РСФСР. М.: Изд-во лит. по строительству // Бот. журн. Т. 53. № 8. С. 1170—1174.

1969. Карагана гривастая (*Caragana jubata* (Pall.) Poir.) в Ленинграде // Бюл. ГБС АН СССР. Вып. 74. С. 91—93. (Совместно с М. К. Сухоруковой).

1971. О терминах и понятиях в работе по интродукции и акклиматизации растений // Бот. журн. Т. 56. № 8. С. 1095—1104.

1973. Ареалы древесных пород: лиственница, береза, бук, граб. Карта // Атлас лесов СССР. М.: ГУГК. С. 14. (Совместно с О. А. Связевой, В. А. Кубли, В. Н. Васильевым).

1980. Виктория регия — гигантская водяная лилия Южной Америки. Л.: Наука. 89 с.

1990. Гинкго двулопастный у пределов возможного его разведения в открытом грунте // Бюл. ГБС АН СССР. Вып. 158. С. 33—35. (Совместно с В. Н. Комаровой).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН,
Библиотека Российской
академии наук
Санкт-Петербург

Получено 26 V 2000

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 470

ПАМЯТИ ТАМАРЫ ИВАНОВНЫ ЗАИКОННИКОВОЙ (1929—1999)

T. V. EGOROVA. IN MEMORIAM: TAMARA IVANOVNA ZAIKONNIKOVA (1929—1999)

7 ноября 1999 г. в Санкт-Петербурге на 69-м году жизни после тяжелой болезни скончалась известный ботаник-систематик, кандидат биологических наук Тамара Ивановна Заиконникова, отдавшая 29 лет своей жизни научной работе в Отделе высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН).



Т. И. Заиконникова родилась 4 декабря 1929 г. в г. Елабуге (Татарская АССР) в семье служащих. В 1949 г. она закончила в г. Елабуге среднюю школу и поступила на биолого-почвенный факультет Казанского государственного университета им. Ульянова-Ленина. Окончив в 1955 г. с отличием университет, Т. И. с 1955 по 1958 г. работала в г. Казани в должности микробиолога на Казанском холодильном комбинате, начальником лаборатории одного из военных учреждений и старшим лаборантом в Казанском институте эпидемиологии и гигиены. В 1958 г. Т. И. переехала в Ленинград и поступила в аспирантуру Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН), которую закончила в 1961 г. Научным руководителем Т. И. был член-корреспондент АН СССР Ан. А. Федоров. В июне 1962 г. Т. И. была зачислена в штат БИН в Лабораторию систематики и географии высших растений на должность младшего научного сотрудника. В январе 1963 г. Т. И. успешно защитила кандидатскую диссертацию «Монографический обзор видов секций *Mesodeutzia* Schneid. и *Neodeutzia* Engl. рода *Deutzia* Thunb.». После защиты Т. И. продолжила работу по систематике рода *Deutzia* в мировом масштабе и определению систематического положения сем. *Hydrangeaceae* (Заиконникова, 1964). В 1966 г. Т. И. опубликовала монографию «Дейции — декоративные кустарники». Работа включает систематический обзор рода, насчитывающего, по данным Т. И., 55 видов, распространенных преимущественно в Восточной Азии (включая российский Дальний Восток — 2 вида) и отчасти в Юго-Восточной Азии и Мексике; несколько видов было описано Т. И. впервые. Монография содержит новую систему рода, морфологические описания таксонов, данные о типах, хромосомных числах, сведения об экологии и географическом распространении, ключ для определения видов; высказаны предположения о филогении рода. В работе освещены также и вопросы, касающиеся практического

использования видов, многие из которых являются ценными декоративными кустарниками, интродуцированными в сады и парки многих стран мира. Дейции культивируются и в южных районах России. Монография Т. И. вызвала большой интерес у зарубежных ученых-садоводов, и содержащийся в ней ключ для определения видов рода *Deutzia* был опубликован на английском языке в американском журнале «Baileya» (1975). В предисловии редактора журнала сказано, что публикация поможет любителям этих привлекательных растений решить ряд проблем по их идентификации. После выхода в свет монографии Т. И. дополнила представления о видовом составе рода *Deutzia* описанием новых видов из Китая и Бутана (1968, 1973).

В 1964—1977 гг. в Лаборатории систематики и географии высших растений, где работала Т. И., проводилась плановая работа по составлению многотомной сводки «Дикорастущие плодовые СССР». Т. И. была поручена обработка рода *Sorbus* L. (рябина). Т. И. не могла не согласиться, хотя она понимала, что изучение рябин Кавказа, который является основным очагом видового разнообразия рода в СССР, будет связано с некоторыми этическими сложностями. К этому времени кавказские виды рода *Sorbus* были охвачены исследованиями Э. Ц. Габриэлян, отраженными в ее многочисленных публикациях и увенчавшимися изданием монографии «Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев», которая принесла ей мировую известность. Перекрещивание интересов случается в систематике, но не всегда к удовольствию ботаников, которых судьба столкнула на одном и том же таксономическом объекте.

В связи с изучением рода *Sorbus* Т. И. в течение 1967—1974 гг. совершала поездки во многие, нередко труднодоступные районы Кавказа. Она побывала в Армении (1967 г.), Тебердинском заповеднике, в Баксанском ущелье, в Кабардино-Балкарии, южном Дагестане, Исмаиллинском р-не Азербайджана (1972 г.), Рице-Авадхарском заповеднике в Абхазии (1972, 1973 гг.), Туапсинском р-не Краснодарского края (окрестности с. Георгиевское), на севере Хевсуретии в Грузии, в Кусарском р-не Азербайджана (1973 г.), в Кавказском и Тебердинском заповедниках, в Аджарии (гора Хырхарт в Хулойском р-не и гора Гома в Шуахевском р-не (1974 г.)). В 1975—1978 гг. Т. И. участвовала в 4 экспедиционных поездках на Кавказ, посетив Кавказский, Тебердинский, Рицинский и Гумистинский заповедники, стационар Эрмани в Юго-Осетии и Нагорный Карабах.

Во время поездок по Кавказу Т. И. нередко приходилось совершать сложные пешие маршруты, проходившие в высокогорьях, вдали от селений, и требовавшие от путешественника большой физической выносливости, умения ориентироваться в горах, мужества и большой энергии. Всеми этими качествами Т. И. обладала в полной мере. Путешествовать приходилось почти всегда без помощника, без машины, на перекладных. Выбор таких трудных походов был обусловлен условиями произрастания рябин, которые на Кавказе встречаются преимущественно в субальпийском поясе, выше границы леса. Т. И. был собран большой гербарный материал (свыше 4000 гербарных листов), который включал в себя не только рябины, но также и растения из других систематических групп. Вся коллекция была определена Т. И. и передана ею в основной фонд Гербария БИН. Нельзя не обратить внимание на высокое качество собранных Т. И. гербарных образцов, а также на текст этикеток, составленный в лучших традициях гербарного дела, а именно с указанием окраски венчиков цветков. Последняя, как известно, при высушивании образцов часто изменяется или пропадает вовсе, что создает трудности при их идентификации.

Особо следует отметить, что помимо сборов растений для гербария Т. И. собирала семена разнообразных видов для передачи их в Семенную лабораторию БИН. Ею совместно с сотрудницей Семенной лаборатории В. Н. Никифоровой были собраны семена свыше 200 видов кавказских растений. Кроме того, Т. И. собрала в Закарпатской обл. семена 35 видов. Списки всех собранных Т. И. семян напечатаны в нескольких выпусках издания «Перечень семян, предлагаемых в обмен Ботаническим институтом и садом АН СССР» («Index seminum...»), опубликованных в 1980—1982 гг.

По многим кавказским видам рода *Sorbus* Т. И. собрала материал для эксикат, которые были изданы (1977, 1982, 1983, 1986) с ее критическими комментариями.

Поездки по Кавказу, сопровождаемые сборами рябин, наблюдениями в природе, изучением гербарных коллекций по роду *Sorbus* в гербарных хранилищах Тбилиси, Сухуми, Еревана и Баку позволили Т. И. описать новые для науки виды рябин, внести изменения в систематику рода *Sorbus*, уточнить географическое распространение его представителей на Кавказе.

Помимо Кавказа Т. И. изучала род *Sorbus* и в других регионах бывшего СССР. Она посетила в 1968 г. южные районы европейской части (в составе Южнорусской экспедиции Гербария БИН), Памир (1968 г.), Крым (1972 г.), Карпатский заповедник (1978 г.) и Закарпатскую обл. (1982 г.), о-в Сааремаа (1980 г.). Она работала в гербариях Москвы, Риги, Киева и Львова. Итогом изучения Т. И. Заиконниковой рода *Sorbus* было составление ею рукописи «Обзор видов рода рябина (*Sorbus* L.) в СССР», которую она представила (как было принято в то время) комиссии по приемке рукописей в связи с исключением в 1977 г. из плана Лаборатории систематики и географии высших растений темы «Дикорастущие плодовые СССР». Однако изучение рябин Т. И. на этом не закончилось. Ею было задумано предпринять цитологическое исследование видов рода *Sorbus* с целью получения данных об их хромосомных числах. Для выполнения этой задачи был необходим живой материал. Потребовались новые поездки на Кавказ для сборов семян рябин и их молодых растений, а затем трудоемкая работа по выращиванию рябин и фиксации молодых корешков. В 1979—1981 гг. во время командировок и экспедиционных поездок на Кавказ Т. И. побывала в Ставропольском крае, в Кавказском государственном заповеднике, Абхазии, юго-западной Грузии, Лагодехском заповеднике, Юго-Осетии, Армении (Азизбековский и Techнский районы) и в Азербайджане (Исмаиллинский р-н). Ценой больших усилий Т. И. удалось отыскать в горах более 20 видов *Sorbus*, собрать семена и живой материал для цитологического анализа. Т. И. были получены оригинальные данные по хромосомным числам рябин, отраженные в ее публикациях (1980, 1981, 1982). Эти данные позволили по-новому осветить некоторые вопросы систематики в биологии рябин. После завершения цитологических исследований коллекция молодых растений рябин была передана Т. И. в Ботанический сад БИН (свыше 50 растений), на коллекционный участок БИН в пос. Отрадное (свыше 150 растений), в Главный ботанический сад (ГБС, Москва) (более 200 растений) и Ботанический сад Петербургской лесотехнической академии (свыше 100 растений).

Дополненная новыми данными и полностью подготовленная к печати монография Т. И. Заиконниковой «Обзор видов рябин (*Sorbus* L.) в СССР» в течение нескольких лет (с 1982 по 1987 гг.) представлялась в дирекцию БИН для включения в план редподготовки. Однако финансовые возможности БИН, определяемые РИСО АН СССР, были весьма ограниченны, и работы многих сотрудников БИН не могли быть изданными в то время. В январе 1988 г. Т. И. вышла на пенсию, и ее работа объемом 15 авторских листов, охватывающая весь род *Sorbus* в пределах бывшего СССР и включающая 35 видов рябин, к сожалению, так и осталась неопубликованной. Т. И. обработала род *Sorbus* для «Арктической флоры СССР» (1984) и находящегося в настоящее время в печати 10-го тома «Флоры Восточной Европы». Т. И. принадлежит ряд работ по семейству сложноцветных (1988, 1989). Она принимала участие в написании ряда статей по таксонам цветковых растений в 3-м издании «Большой Советской Энциклопедии» (1973).

Помимо научной Т. И. вела и научно-организационную работу. В течение 10 лет (1971—1981 гг.) она была ученым секретарем Лаборатории систематики и географии высших растений, выполняя большой объем повседневной разнообразной работы. В 1965—1969 гг. Т. И. в качестве секретаря входила в состав редакции издаваемого в Ленинграде ежегодника «Новости систематики высших растений». Она оказывала существенную помощь ответственному редактору этого издания И. А. Линчевскому в подготовке к печати первых пяти томов. Работала Т. И. очень тщательно и аккуратно. Не случайно И. А. Линчевский предложил Т. И. составить крайне необходимое для

ботаников-систематиков справочное пособие «Перечень сокращенных названий главнейшей ботанической литературы. I. Периодика» (1968). 5-й том «Новостей...», где опубликована эта важная работа, является настольной книгой для специалистов по систематике и особенно для редакторов их работ.

Т. И. закончила свою трудовую деятельность в БИН, как и начала, в должности младшего научного сотрудника, хотя ее не раз представляли на должность старшего научного сотрудника. Но ей, как и некоторым другим ученым БИН, в этом отношении не повезло. Как правило, в так называемый застойный период истории нашей страны редкие счастливцы удостаивались высоких должностей в расцвете своих творческих сил, а большинство сотрудников ходили в «младших» до конца своей научной карьеры, постоянно испытывая моральный и финансовый дискомфорт, или поднимались на более высокую ступень уже в предпенсионном или пенсионном возрасте.

В заключение следует вкратце остановиться на некоторых личных качествах Т. И. Заиконниковой. Прежде всего хочется отметить ее большую любовь к природе, к дикорастущим растениям, которые она выращивала, где только могла: на участках Ботанического сада, на научно-производственной базе БИН в пос. Отрадном и возле своего дома на улице Орбели, где с ранней весны до глубокой осени цвело более 150 видов растений, вызывая восхищение ее друзей, соседей по дому и прохожих. Т. И. щедро делилась живыми растениями и семенами со всеми желающими. Т. И. любила живопись, не пропускала ни одной выставки, собирала книги по искусству. Она обладала большим вкусом и при скромном достатке всегда выделялась среди своих ровесниц элегантной внешностью. На вид сдержанная и замкнутая, Т. И. была отзывчивым и добрым человеком, умеющим оказать помощь людям, поддержать их в беде, проявить заботу о них. Сильными чертами ее натуры были честность, искренность и порядочность.

Внезапно обрушившаяся тяжелая скоротечная болезнь оборвала жизнь этого энергичного, активного, полного сил человека. Скончалась Т. И. 7 ноября 1999 г. Похоронена Т. И. Заиконникова в Санкт-Петербурге на Муринском кладбище. Светлая память о Т. И. сохранится в сердцах знавших ее коллег и друзей.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Т. И. ЗАИКОННИКОВОЙ

1962. Критический обзор видов рода *Deutzia* Thunb. секции *Mesodeutzia* Schneid. // Бот. журн. Т. 47. № 2. С. 202—212.

Монографический обзор видов секций *Mesodeutzia* Schneid. и *Neodeutzia* Engl. рода *Deutzia* Thunb.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 11 с.

Монографический обзор видов секций *Mesodeutzia* Schneid. и *Neodeutzia* Engl. рода *Deutzia* Thunb.: Дис. ... канд. биол. наук. Л. 1972 с. с илл.

1963. Мексиканские виды рода *Deutzia* Thunb. // Бот. матер. Гербария БИН АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 22. С. 155—161.

1964. О видах рода *Deutzia* Thunb. из подсекции *Grandiflorae* Rehd. // Новости сист. высш. раст. М.; Л.: Наука. С. 132—138.

О самостоятельности семейства *Hydrangeaceae* Dum. // Там же. С. 139—144.

1966. Дейции — декоративные кустарники. Монография рода *Deutzia* Thunb. М.; Л.: Наука. 140 с.

Указатель международных сокращений главнейших гербариев мира // Новости сист. высш. раст. М.; Л.: Наука. С. 331—346.

1968. Новые таксоны рода *Deutzia* Thunb. из Китая // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. С. 149—152.

Перечень сокращенных названий главнейшей ботанической литературы. I. Периодика // Там же. С. 254—282.

1973. Новый вид рода *Deutzia* Thunb. из Бутана // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 10. С. 166—167.

Sorbus migarica Zinserl. на Кавказе // Там же. С. 167—172.

Статьи по таксонам цветковых растений в 11—12-м томах 3-го издания Большой Советской Энциклопедии (Роды: Казуарина, Кампешевое дерево, Камфорное дерево, Катальпа, Каури, Квебрахо, Кигелия, Кизильник и Конфетное дерево) // М.: Советская Энциклопедия.

1974. Новый вид рябины на Кавказе // Бот. журн. Т. 59. № 11. С. 1605—1608.

1975. Критические заметки о некоторых кавказских видах рода *Sorbus* L. // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 12. С. 210—221.

A Key to the species of the genus *Deutzia* Thunb. (*Saxifragaceae*) // Baileya. Vol. 19. N 4. P. 133—144. (Пер. на англ. яз. фрагмента работы «Дейции — декоративные кустарники»).

1976. Критические заметки о некоторых кавказских видах рода *Sorbus* L., 2 // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 13. С. 152—160.

1977. Критические заметки о некоторых крымско-кавказских видах рода *Sorbus* L. // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 14. С. 116—120.

Sorbus migarica Zinserl. // Список растений Гербария флоры СССР. Т. 21. Вып. 114. С. 59.

1979. *Sorbus velutina* (Albov) Schneid. (*Rosaceae*) — исчезающий вид рябины Кавказа // Бот. журн. Т. 54. № 9. С. 1345—1348.

1980. К вопросу об объеме кавказского вида *Sorbus subfusca* (Ledeb.) Boiss. // Новости сист. высш. раст. Т. 17. С. 145—152.

Хромосомные числа некоторых видов рода *Sorbus* (*Rosaceae*) флоры СССР // Бот. журн. Т. 65. № 9. С. 1226—1230. (Совместно с В. В. Кипиани).

1981. Полиплоидная раса *Sorbus subfusca* (Ledeb.) Boiss. (*Rosaceae*) // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 18. С. 204—208.

1982. Цитологическое изучение некоторых видов рода *Sorbus* (*Rosaceae*) // Бот. журн. Т. 67. № 1. С. 100—103.

Sorbus albovii Zinserl., *S. buschiana* Zinserl., *S. graeca* (Spach) Lodd. ex Schauer, *S. migarica* Zinserl., *S. stankovii* Juz., *S. velutina* (Albov) Schneid. // Список растений Гербария флоры СССР. Т. 23. Вып. 119. С. 11—13.

Sorbus pontica — новый вид рода *Sorbus* (*Rosaceae*) с Кавказа // Бот. журн. Т. 67. № 9. С. 1293—1295.

1983. Растет ли рябина греческая *Sorbus graeca* (Spach) Lodd. ex Schauer на Северном Кавказе? // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь. С. 70—75.

Sorbus albovii Zinserl., *S. colchica* Zinserl., *S. fedorovii* Zaikonn., *S. graeca* (Spach) Lodd. ex Schauer, *S. hajastana* Gabr., *S. persica* Hedl., *S. takhtajanii* Gabr., *S. tamamschjanae* Gabr. // Список растений Гербария флоры СССР. Т. 24. Вып. 123. С. 8—10.

1984. Некоторые дополнения к видовому составу рябин (*Sorbus* L., *Rosaceae*) Грузии // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 21. С. 81—87.

Род *Sorbus* L. — Рябина // Арктическая флора СССР. Л.: Наука. Вып. 9. С. 118—121.

1985. О переименовании крымского вида *Sorbus pseudolatifolia* K. Pop. (*Rosaceae*) // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 22. С. 136—138.

1986. Новые таксоны рода *Sorbus* (*Rosaceae*) для флоры СССР // Бот. журн. Т. 71. № 6. С. 813—815.

Что такое *Sorbus concolor* (Boiss.) Schneid. (*Rosaceae*)? // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 23. С. 67—72.

Sorbus fedorovii Zaikonn., *S. kusnetzovii* Zinserl., *S. pontica* Zaikonn., *S. subfusca* (Ledeb.) Boiss. // Список растений Гербария флоры СССР. Т. 25. Вып. 128. С. 30—32.

1988. Заметки о некоторых видах рода *Sonchus* L. (*Asteraceae*) // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 25. С. 172—175. (Совместно с В. А. Шульцем).

1989. Род Осот — *Sonchus* L. (*Asteraceae*) // Флора европейской части СССР. Л.: Наука. Т. 8. С. 114—118.

Род Зацинта — *Zacintha* Mill. (*Asteraceae*) // Там же. С. 139—140.

2000. Род Рябина — *Sorbus* L. (*Rosaceae*) // Флора Восточной Европы. СПб.: Изд-во СПб. гос. хим.-фармац. академии. Т. 10. С. 534—542.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 VII 2000

УДК 58.007

Бот. журн., 2000 г., т. 85, № 12

ПАМЯТИ АНАСТАСИИ ПЕТРОВНЫ СТЕШЕНКО (ВОЗНЕСЕНСКОЙ)

(12 X 1918—31 X 1999)

S. S. IKONNIKOV, O. A. SEMIKHATOVA. IN MEMORIAM: ANASTASIYA PETROVNA STESHENKO (VOZNESENSKAYA) (12 X 1918—31 X 1999)

Анастасия Петровна Стешенко — крупный морфолог высокогорных и пустынных растений, последовательница известного морфолога-эколога Ивана Григорьевича Серебрякова, практически всю свою жизнь посвятившая выявлению особенностей строения памирских растений.

А. П. родилась в г. Фрунзе (ныне Бишкек) 12 октября 1918 г. в семье крестьянина.

Это была простая многодетная семья, жившая практически натуральным хозяйством, где и дети вынуждены были много времени отдавать сельскому труду. В 8 лет А. П. лишилась матери, так что ее внимания требовали и младшие дети. Где же тут учиться! Но А. П. закончила среднюю школу и ... уехала в Ташкент, чтобы получить (первой в семье) высшее образование. Уже этот поступок характеризует А. П. как решительного, целеустремленного человека. Она поступает в 1938 г. на биологический факультет Среднеазиатского государственного университета (САГУ). В те годы САГУ по праву гордился своими ботаниками. Достаточно назвать такие имена, как М. Г. Попов, П. А. Баранов, Е. П. Коровин, И. А. Райкова, И. И. Гранитов, А. И. Введенский. Университет был тогда не только научным, но и культурным центром, сама атмосфера которого воспитывала его студентов, посещавших разные семинары, кружки, спортивные секции. Отметим, что в походах альпинистской секции прини-



мал также участие и студент-физик В. Л. Вознесенский, ставший после войны ее мужем.

САГУ был инициатором проведения разносторонних исследований Памира и организатором в долине р. Ак-Байтал стационара, который в дальнейшем был преобразован в Памирскую биологическую станцию Таджикского филиала Академии наук СССР. Илария Алексеевна Райкова, мужественная исследовательница Памира, сама влюбленная в горы, пригласила А. П. работать на Памирской биостанции. С 1939 г. в летние месяцы на Памирскую биостанцию ездила А. П. практиканткой, а с июля 1941 г. она была зачислена туда на постоянную работу. Здесь она проработала 20 лет и прошла путь от лаборанта до старшего научного сотрудника. Таким образом, приглашение Райковой оказалось для А. П. судьбоносным: именно с Памиром связано превращение студентки-лаборантки в известного ученого, большого специалиста ботаника-морфолога. Это было обусловлено энергией и волей самой А. П., ее сильным характером и постоянным стремлением к самосовершенствованию, а также помощью коллектива высокого научного уровня, в котором она работала на Памире (летом) и в Ленинграде (зимой, когда велась обработка материалов).

В 1940-е годы и дорога до Памирской биостанции, и жизнь на ней были не только трудны, но и опасны. Позднее быт и дорога стали легче, но Памир остался Памиром: биостанция располагалась на высоте 3860 м над ур. м., где приходилось жить в условиях низкого атмосферного давления (460—480 мм — вода кипит при 80—84 °С), недостатка кислорода, постоянных ветров, крайней сухости воздуха, и резких колебаний температуры (в течение суток температура воздуха меняется на несколько десятков градусов). В этих условиях А. П. работала над вопросами, требовавшими для своего решения многолетних, систематических наблюдений за ростом, формированием и возобновлением растений. И А. П. не прерывала этих наблюдений многие годы, даже когда у нее появился ребенок. Дочка путешествовала на Памир с первых же месяцев жизни и не помешала своей маме продолжить и значительно развить русскую школу исследований жизненных форм растений.

Работа в высокогорьях Памира позволила А. П. собрать богатый материал по особенностям структуры злаков и полукустарничков. Основному растению высокогорий Памира — терескену *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. (=*Eurotia ceratoides* (L.) C. A. Mey.) посвящена кандидатская диссертация А. П., которую она успешно защитила в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР в 1953 г.

Первая научная работа А. П. о кустистости злаков на Памире была опубликована в 1949 г., а в 1956 г. она опубликовала на основе своей диссертации монографию «Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира».

Перед ботаниками Памирской биостанции стояли научные задачи, имеющие большое практическое значение. Надо было выяснить возможности земледелия, оценить растительные ресурсы памирских долин, и работы А. П. по определению возраста основных видов-эдификаторов, их росту и строению имели к этому самое непосредственное отношение. В этот период А. П. опубликовала небольшую книжечку об улучшении пустынных пастбищ на Памире (1954).

В 1957 г. она активно участвует в делегатском съезде Всесоюзного ботанического общества.

В 1961 г. А. П. прошла по конкурсу в штат БИН АН СССР в отдел геоботаники на должность старшего научного сотрудника по специальности «Экология растений», где она и проработала до выхода на пенсию в 1980 г.

Переход А. П. с Памирской биостанции в БИН не был случайным. Ее как специалиста уже знали ботаники БИН, ценили ее всегдашнюю готовность делиться своими знаниями с приезжавшими в институт молодыми учеными и аспирантами. Ею подготовлены национальные кадры ботаников-морфологов в Таджикистане, Туркмении, Узбекистане и Киргизии. Организуемые институтом экспедиции нуждались в специалистах ее профиля. Со своей стороны, А. П. была заинтересована в сопоставлении растений, обитающих в холодных высокогорных и в жарких пустынях.

Диапазон морфологических исследований А. П. на Памире был достаточно широк — от фенологии и особенностей строения высокогорных растений до методов определения возраста и длительности их жизни, изучались растения пустынь, лугов и осыпей (работы 1960 и 1961 гг.). В связи с особенностями жизненного цикла высокогорных растений А. П. увлекается вопросом биологии свежесобранных, внешне недозрелых семян, и здесь ей удается обнаружить много нового (1962).

Во время работы в БИН А. П. проявила интерес и к изучению произрастания растений в крайних условиях существования на Полярном Урале (1966). В дальнейшем она много лет участвовала в работе комплексной экспедиции БИН в жаркой пустыне Каракумы на Репетекской песчано-пустынной станции (стационар Института ботаники АН ТССР). Своеобразный мир растительности жарких пустынь очаровал ее так же сильно, как и растительность холодных высокогорных пустынь Памира, и с этих пор ее исследования морфологических особенностей растений обоих типов пустынь идут параллельно. В эти годы ею публикуются работы по морфологии ряда видов жарких пустынь (1968, 1971, 1973, 1974, 1977, 1978, 1979, 1984). Интерес к растениям высокогорий проходит красной нитью через всю жизнь А. П. Она углубленно изучает особенности строения жизненной формы растения-подушки на примере *Sibbaldia tetrandra* Bunge (1972, 1973), а также растений каменистых осыпей (1974); ее привлекают вопросы накопления растительной биомассы, и она изучает соотношение живых и отмерших частей у растений высокогорий (1976). Не забывает А. П. и о специфичной жизненной форме кустарничков в условиях высокогорий Памира (1977).

Работы А. П. по длительности жизни растений в условиях высокогорий заинтересовали ученых мира, и на X Международном ботаническом конгрессе (Эдинбург, 1964 г.) были опубликованы ее тезисы «О длительности жизни растений на Памире». А. П. также активно участвует в ряде Всесоюзных совещаний по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий, она делает доклады и с большим интересом знакомится с растительностью горных районов Советского Союза. Целый ряд ее работ нашел отражение в Трудах этих совещаний (1965, 1967, 1968, 1969, 1971). В эти же годы А. П. выступает с докладом на Эколого-физиологическом совещании по экосистемам аридной зоны (Ленинград, 1972 г.) и докладом «О морфологических особенностях пустынных растений» на XII Международном ботаническом конгрессе (Ленинград, 1975 г.).

Последняя работа А. П. посвящена определению возраста и типологии побегов древнего древесного растения — фисташки (1990). Однако до самой смерти ее мысли были посвящены составлению сборника, задуманного в виде итогового обобщения всех исследований на Памирской биостанции, который, к сожалению, так и не вышел в свет. Всего А. П. Стешенко опубликовала 51 научную работу (см. Список).

А. П. всегда отличалась принципиальностью и прямотой, эти черты ее характера являлись поддержкой для друзей и коллег. Обладая невероятной работоспособностью и целенаправленностью, А. П. заряжала и окружающих: многие коллективные работы молодых памирцев увидели свет только благодаря ее настойчивости. При этом А. П. была веселым, общительным человеком и, несмотря на занятость, всегда находилась в центре разных розыгрышей, приключений и праздников как на Памире, так и в

Ленинграде, где к тому же прибавлялись походы в театр, в Филармонию, на выставки картин.

А. П. Стешенко скончалась 31 октября 1999 г., на 82-м году жизни, и похоронена на Южном кладбище Санкт-Петербурга.

Гражданские заслуги А. П. были оценены правительством: она была награждена в 1945 г. медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне» и в 1951 г. медалью «За трудовое отличие».

Благодарная память об А. П. Стешенко — самоотверженном исследователе жизни растений высокогорий Памира и жарких пустынь Средней Азии — навсегда сохранится в сердцах ее друзей и коллег.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ А. П. СТЕШЕНКО

1949. Кустистость злаков на Восточном Памире // Сообщ. Тадж. фил. АН СССР. Вып. 17. С. 33—36.

1952. О биологии и продолжительности жизни ковыля галечного в условиях высокогорий Памира // Изв. АН ТаджССР. Вып. 1. С. 41—49.

1953. Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 15 с.

1954. Улучшение пустынных пастбищ на Памире. Сталинабад: Изд-во АН ТаджССР. 23 с.

1955. Образование полукустарничковой формы роста в условиях высокогорий Памира // Изв. Отд. естеств. наук АН ТаджССР. Вып. 12. С. 143—148.

1956. Формирование структуры полукустарничков в условиях Памира // Тр. Ин-та ботаники. Сталинабад: Изд-во АН ТаджССР. Т. 50. 162 с.

1958. О биологических особенностях основных видов-эдификаторов растительного покрова высокогорий Памира // Тез. докл. Делегат. съезда ВБО. Л. Вып. 7. С. 9—12. (Совместно с О. В. Заленским).

1960. О методах определения возраста и длительности жизни пустынных полукустарничков // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 2. С. 263—278.

О фенологии и биологических особенностях растений Памира // Тр. Фенолог. совещ. (29 ноября—4 декабря 1957 г.). Л.: Гидрометеоиздат. С. 343—349.

1961. О биологии растений Памира // 2-е совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий: Тез. докл. Л. С. 96—98.

Опыт комплексного изучения эдификаторов высокогорных пустынь Памира // 3-е Совещ. по проблеме биокомплексов аридной зоны СССР: Тез. докл. Душанбе. Вып. 1. С. 53—55. (Совместно с Р. М. Рейнус, Г. М. Ладыгиной и Н. Н. Измайловой).

1962. Биология и рост луговых растений Памира // Тр. Бот. ин-та АН ТаджССР. Душанбе: Изд-во АН ТаджССР. Т. 18. С. 141—171.

О биологии и жизненном цикле первоцветов (*Primula* L.) Памира в связи с их возрастом // Там же. С. 172—201.

1963. Биология свежесобранных семян у растений высокогорий Памира // Бот. журн. Т. 48. № 7. С. 965—978.

Меры по сохранению и улучшению пустынных пастбищ в условиях высокогорий Памира // Колхозно-совхозное производство Таджикистана. № 8. С. 5—7. (Совместно с Г. М. Ладыгиной и Н. П. Литвиновой).

Морфология и некоторые данные о возрасте и длительности жизни многолетних травянистых растений лугов Памира // Тр. Памир. биол. станции АН ТаджССР. Душанбе: Изд-во АН ТаджССР. Т. 1. С. 204—242.

1964. The duration of the life of plants in the high mountains of the Pamirs // X Intern. Bot. Congr. (Edinburgh, August 1964): Abstr. of papers. Edinburgh, 1964. P. 481.

1965. О сезонной динамике роста побегов растений Памира // 3-е Всесоюз. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий (Фрунзе, 13—15 июля 1965 г.). М.; Л.: Наука. С. 64. (Совместно с М. К. Халиковым).

Основные биолого-морфологические особенности растений высокогорий Памира // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 7. С. 42—60.

Ритм развития растений Памира в связи с различиями условий среды // Проблемы современной ботаники. М.; Л.: Наука. Т. 2. С. 111—115.

1966. Высокогорья Памира // Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М.; Л.: Наука. С. 84—96.

О всхожести семян растений полярного Урала // Бот. журн. Т. 51. № 2. С. 221—233.

1967. Особенности сезонного ритма роста и развития растений предельных высот произрастания на Памире // Растительность и растениеводческое освоение Памира. Душанбе: Дониш. Т. 1. С. 170—203.

1968. Об особенностях роста и развития растений Памира при перенесении их в новые местообитания // Проблемы ботаники. Л.: Наука. Т. 10. С. 32—45. (Совместно с С. С. Иконниковым).

Особенности нарастания и отмирания побегов у некоторых жизненных форм растений песчаной пустыни Кара-Кумы // Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. по изучению и освоению пустынных территорий Ср. Азии и Казахстана. Ашхабад: Ылым. Секц. 2. С. 33—34.

1969. Комплексное изучение эдификаторов высокогорных пустынь Памира // Проблемы освоения пустынь. № 1. С. 32—42. (Совместно с Р. М. Рейнус, Г. М. Ладыгиной и Н. П. Литвиновой).

Особенности строения подземных органов растений предельных высот произрастания на Памире // Проблемы ботаники. Л. Т. 11. С. 284—300.

1971. Морфолого-биологические особенности сверции окаймленной на Восточном Памире // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. Вып. 13. С. 33—39. (Совместно с М. К. Халиковым).

О биологии кустарничков Памира // 5-е Всесоюз. совещ. по изучению и освоению флоры и растительности высокогорий: Тез. докл. Л.; Баку: Элм. С. 299—300.

О приросте и отмирании побегов у некоторых растений песчаной пустыни Каракумы // Проблемы освоения пустынь. № 3. С. 28—33.

Особенности роста и ветвления побегов у злака *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev. // Бот. журн. Т. 56. № 5. С. 608—618.

1972. К биологии *Sibbaldia tetrandra* Bge в условиях высокогорий Памира // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. Вып. 1. № 46. С. 15—20.

On development of form in some plants of Karakum sandy desert // Ecophysiological foundation of ecosystems in arid zone. Leningrad: Nauka. P. 95—98.

1973. Определение возраста растений-подушек (*Sibbaldia tetrandra* Bge) в условиях высокогорий Памира // Бот. журн. Т. 58. № 7. С. 1004—1011.

Ритм развития длительновегетирующих растений песчаной пустыни Каракумы // 5-й Делегат. съезд ВБО: Тез. докл. Киев. С. 133—134.

1974. Морфологические и анатомические особенности побегов саксаула // Бот. журн. Т. 59. № 1. С. 102—110. (Совместно с Е. В. Вознесенской).

О сезонном ритме развития и морфологии растений каменистых осыпей на Памире // Проблемы ботаники. Л.: Наука. Т. 12. С. 123—219.

Соотношение живых и отмерших частей у растений Памира // 6-е Всесоюз. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий: Тез. докл. Ставрополь. С. 137—138.

1975. Восточный Памир // Ресурсы биосферы. Л. Вып. 1. С. 181—186. (Совместно с Г. М. Ладыгиной, Н. П. Литвиновой и Н. Н. Измайловой).

Морфолого-биологические особенности аянии тибетской // Проблемы биологии и сельского хозяйства Памира. Душанбе: Дониш. С. 68—82. (Совместно с М. К. Халиковым).

Morphological peculiarities of desert plants // XII Intern. Bot. Congr.: Abstr. Leningrad: Nauka. P. 169.

1976. О соотношении живых и отмерших частей у растений высокогорий Памира // Экология. № 6. С. 27—34.

1977. Вегетативное развитие (морфогенез) и отмирание // Продуктивность растительности аридной зоны Азии (Итоги советских исследований по Международной биологической программе, 1965—1974 гг.). Л.: Наука. С. 156—160.

Возрастное состояние и календарный возраст пустынных растений // Структура и динамика растительного покрова: Матер. конф. М.: Изд-во МОИП. С. 125—126.

Длительность жизни пустынных растений в различных условиях произрастания // 7-е Всесоюз. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий: Тез. докл. Новосибирск: Центр. сиб. бот. сад. С. 235—236.

Морфолого-биологические особенности кустарничков высокогорий Памира // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука. С. 173—185.

Ритм развития и рост побегов многолетних растений песчаной пустыни юго-восточных Каракумов (Туркменская ССР) // Бот. журн. Т. 62. № 4. С. 491—508.

1978. Особенности роста годичных побегов растений жаркой пустыни Каракумы // 6-й Делегат. съезд ВБО (Кишинев, 12—17 окт. 1978 г.): Тез. докл. Л.: Наука. С. 222.

1979. Длительность жизни пустынных растений в различных условиях произрастания // Проблемы ботаники. Новосибирск: Наука. Т. 14. № 2. С. 108—112.

1984. Структурные особенности многолетних растений юго-восточных Каракумов // Ресурсы биосферы пустынь Средней Азии и Казахстана. Л.: Наука. С. 146—149.

1990. Возраст и типы побегов фисташки // Фисташка в Бадхызе. Л.: БИН РАН. С. 108—126.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 IV 2000

ХРОНИКА

УДК 061.3 (100)

МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ХВОЙНЫМ (Англия, 23—26 августа 1999 г.)

N. E. BULIGIN, G. A. FIRSOV. INTERNATIONAL CONIFER CONFERENCE (England, 23—26 August, 1999)

Международная конференция по хвойным состоялась 23—26 августа 1999 г. в Вай Колледж, Кент, Англия. Вай Колледж — одно из отделений Лондонского университета, центр обучения в различных областях сельского хозяйства с мировой репутацией. Конференция охватила основные аспекты изучения хвойных: были освещены вопросы таксономии, экологии, географии, экономики, сохранения биоразнообразия, практического значения. Это была четвертая по счету конференция (первые 3 проходили соответственно в 1891, 1931 и 1970 гг.). На ней присутствовали 156 человек из 24 стран. Из России были приглашены **А. Г. Нарышкин** (Московский государственный лесотехнический университет) и **Г. А. Фирсов** (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург), который сделал совместный доклад с **Н. Е. Булыгиным** (Санкт-Петербургская лесотехническая академия).

С приветственным словом выступил председатель Международного дендрологического общества **Lawrence Banks**. Как отметил затем **Aljos Farjon**, программа тщательно готовилась в течение 18 месяцев с привлечением ведущих специалистов в области изучения хвойных, от таксономистов до садоводов, и от лесничих до экологов. Из многих стран мира были приглашены 48 экспертов.

Доклады были сгруппированы по 8 секциям.

Конференцию открыла секция «Ископаемые хвойные». На ней были заслушаны 5 докладов специалистов из США, Австралии и Канады. При этом рассматривались палеоботанические аспекты разных систематических групп хвойных, найденных в различных широтах и регионах мира, от Арктики до Тасмании.

Современное биоразнообразие хвойных охарактеризовал **Aljos Farjon** (секция «Современные хвойные»). Он отметил, что по сравнению с гигантским разнообразием покрытосеменных (около 270 тыс. видов) голосеменные, когда-то доминировавшие на Земле, в настоящее время составляют крошечное меньшинство — 900 видов. При этом собственно к хвойным относятся около 630 видов 68 родов 8 семейств. Хвойные, несмотря на их незначительное разнообразие, занимают самые различные местообитания на всех континентах, кроме Антарктиды. **Christopher Page** (Великобритания) охарактеризовал стратегию выживания древних групп хвойных. Доклад **Robert Adams** (США) был посвящен рассмотрению морфологических, химических и молекулярных данных, используемых в таксономии можжевельников. **Aaron Liston** (США) осветил молекулярную филогению сем. *Pinaceae* и рода *Pinus* как синтез последних гипотез. Доклад **John Owens** (Канада) и **Tokushiro Takaso** (Япония) был посвящен репродуктивной биологии и эмбриологии хвойных. **Ronald Lenner** (США) охарактеризовал эволюционную экологию сосен подрода *Strobus* на западе Сев. Америки и распространителя их семян — птицы ореховки (Corvidae).

Второй день заседаний был посвящен хвойным южного и северного полушарий, где были рассмотрены вопросы географии, экологии, эндемизма, генетического разнообразия, молекулярной систематики и филогении. По этим двум секциям

заслушано 11 докладов. Международный интерес вызвало открытие в 1994 г. «**живого ископаемого» — Wollemia nobilis W. G. Jones, K. D. Hill et J. M. Allen**. Известно только 2 небольших древостоя из менее чем 40 взрослых особей, в узком каньоне в 150 км от Сиднея. Этот древний род из сем. *Araucariaceae* ранее не был известен среди живых организмов на Земле, а его палеоботанические родственные связи уходят к мезозойской эре (доклад **Ken Hill**, Австралия). Интересным был доклад **Tanguy Jaffre** (Новая Каледония) о центре эндемизма хвойных, которым является Новая Каледония. На маленькой площади 19 тыс. км² здесь сосредоточено наибольшее биоразнообразие хвойных на земном шаре, где все 43 вида являются эндемиками (эндемичны также 3 из 14 родов). Они ведут происхождение со времен древнего материка Гондваны (*Austrotaxus spicata*, *Parasitaxus ustis*). Однако не все виды являются палеоэндемиками, некоторые группы образовались в результате локальной эволюции. В докладе были раскрыты различные гипотезы, объясняющие такую концентрацию видов и столь высокий уровень эндемизма. 18 видам хвойных вулканических островов тропиков юго-западной части Тихого океана (Фиджи, Тонга, Соломоновы о-ва, Вануату) был посвящен доклад **Michael Doyle** (США). По секции хвойных северного полушария ключевым было сообщение **Max Hagman** (Финляндия) о генетическом разнообразии Евразиатских бореальных хвойных. Представления о норме реакции на климат широко распространенных видов важно при рассмотрении эффектов возможного глобального потепления. Филогения рода *Pinus*, основанная на данных анализа ДНК, была рассмотрена в докладе **Dolores Lledo** и **Stephen Harris** (Великобритания). Ими была предложена предварительная система классификации этого рода. Интересным и информационным был также доклад **Peter Schmidt** (Германия) по географии и экологии видов рода *Picea* в Евразии.

На третий день конференции после рассмотрения 4 докладов (секция «Хвойные в садоводстве») состоялась автобусная экскурсия в Bedgebury Pinetum. Пинетум является национальной коллекцией хвойных Великобритании и лучшей коллекцией в мире. Признанный эксперт по хвойным Mr. **Dallimore** руководил деятельностью пинетума до 1945 г., его оригинальные посадки создали современный облик пинетума. С 1961 г. пинетум находится в ведении Лесной комиссии Соединенного Королевства. Сейчас куратором является известный дендролог **Colin Morgan**.

В последний день конференции проводились заседания параллельных секций «Хвойные в садоводстве» и «Хвойные в лесном хозяйстве». 7 докладов первой секции касались отдельных коллекций, истории интродукции хвойных и отдельных «охотников за растениями» (**David Douglas**, **John Jeffrey**), болезней и вредителей, особенностей размножения. О результатах исследований известного датского дендролога Sören Ödum по выбору исходного материала хвойных для юго-западной Гренландии рассказал **Max Hagman**. На второй секции было заслушано 6 докладов, в том числе сообщение генерального директора Лесной комиссии Великобритании **David Bills** о роли хвойных в развитии глобальной торговли. Были рассмотрены тенденции и перспективы развития мировых рынков по хвойным породам (**Roger Cooper**, Соединенное Королевство), вопросы по хвойным лесным плантациям в тропиках (**Julian Evans**, Соединенное Королевство) и по ведению хозяйства в еловых лесах Центральной Европы на принципах экологического лесного хозяйства (**Walter Keuffel**, Германия), использования и охраны лесов *Fitzroya cupressoides* в Чили (**Antonio Lara**). Этот реликтовый эндемик южного Чили (39° 50′—43° 30′ ю. ш.) и прилегающих районов Аргентины относится к долгожителям (до 3600 лет и более) и достигает очень крупных размеров (5 м в диам. и 50 м выс.). В течение более чем трех столетий эти леса хищнически вырубались из-за ценных свойств древесины. Несмотря на то что сейчас существует запрет, нелегальная вырубка и экспорт древесины продолжаются до сих пор. Лучшей альтернативой хозяйствования в этих лесах является сохранение биоразнообразия и развитие экотуризма. Проблемы натурализации и агрессивного распространения хвойных при интродукции рассмотрели **Marcel Rejmanek** (США) и **David Richardson** (ЮАР). По их мнению, агрессивность хвойных ассоциируется с маленькой массой семян (до 50 мг), коротким ювенильным периодом

(до 10 лет) и коротким промежутком между семенными годами. Это касается таких видов как *Cryptomeria japonica*, *Larix decidua*, *Pinus contorta*, *Pseudotsuga menziesii*. Противоположные свойства проявляют многие редкие и исчезающие хвойные (*Amentotaxus* spp., *Araucaria* spp., *Pinus maximartinezii*).

Доклад **А. Г. Нарышкина** был посвящен проблеме лесных пожаров на европейском севере России.

Завершила работу конференции секция «Сохранение биоразнообразия хвойных», где было рассмотрено 6 докладов по сохранению и поддержанию биоразнообразия хвойных в условиях in-situ и ex-situ. Основным был доклад **Christopher Page** и **Aljos Farjon** (Великобритания), посвященный природоохранной стратегии Международного союза по сохранению биоразнообразия. Каждый участник конференции получил опубликованный в виде отдельной книги полный список находящихся под угрозой во всемирном масштабе таксонов хвойных (Conifers. Status Survey and Conservation Action Plan. Compiled by Aljos Farjon and Christopher N. Page, with contributions from M. J. Brown et al. The World Conservation Union, UK, 1999. 121 p.).

Был рассмотрен также международный «красный список» хвойных, где для всех таксонов указаны новые категории и критерии по степени редкости и угрозы исчезновения (IUCN Red List categories and criteria, 1994). В список включено 355 таксонов. Среди них 200 находящихся под угрозой исчезновения (категории CR, EN, Vu); 20 таксонов, состояние которых критическое (категория CR); 50 таксонов, находящихся под угрозой исчезновения (категории EN); 130 уязвимых таксонов (Vu). Таким образом, 70 видов, вероятно, могут исчезнуть с лица Земли в обозримом будущем особенно в тропиках. Если принять общее число таксонов хвойных в мире за 800 (около 630 видов и около 170 подвидов и разновидностей), то 45 % мирового разнообразия хвойных нуждаются в охране и по крайней мере 25 % находятся под угрозой исчезновения. Один вид (*Thuja sutchuenensis* Franch.), который культивируется в Китае, считается исчезнувшим из природы (категория EW). Статус некоторых таксонов пока неясен. Из флоры России и бывшего СССР в список входят *Microbiota decussata* Kom., *Abies sachalinensis* (F. Schmidt) Mast. var. *gracilis* (Kom.) Farjon, *Abies sibirica* Ledeb. subsp. *semenovii* (B. Fedtsch.) Farjon, *Larix decidua* Mill. var. *polonica* (Woycicki) Ostenf. et Syrach, *Pinus brutia* Ten. var. *eldarica* (Medw.) Silba, *Pinus brutia* Ten. var. *pityusa* (Steven) Silba, *Pinus densiflora* Siebold et Zucc. var. *funebris* (Kom.) T. N. Liou et Q. L. Wang ex Silba. Следует отметить, что номенклатура редких хвойных, приведенная в этом списке, не всегда соответствует принятой в России.

Особой защиты и внимания требуют территории с массовой концентрацией редких видов. Так, в Мексике произрастают 42 вида и 18 разновидностей рода *Pinus* (в сравнении с 8 видами и 1 разновидностью на территории Канады и Аляски). Ареал 200 видов хвойных ограничен южным полушарием (где значительные хвойные леса отсутствуют), и угроза исчезновения видов из этих экосистем наиболее высока. Особое внимание следует уделять эндемичным родам, которые представляют таксоны высокого генетического различия, часто представленные единственным видом. Стратегия охраны хвойных в природных условиях должна быть поддержана, где это необходимо, введением их в культуру. Уменьшение отрицательного влияния на хвойные как на источник естественных ресурсов для жителей Земли должно проводиться с учетом и планированием стратегий мирового рынка и лесопромышленного менеджмента. **Martin Gardner** представил Международную программу охраны хвойных, которую курирует Королевский ботанический сад в Эдинбурге. Экзотические хвойные играли важную роль в Британии и Ирландии с первых шагов интродукции еще в XVI в. Сейчас около 68 % таксонов общего мирового биоразнообразия хвойных культивируются в ботанических и общественных садах, а также частных коллекциях Великобритании. Программа предусматривает дальнейшее развитие сети хвойных коллекций. Приоритет имеют виды, находящиеся под угрозой исчезновения в природе. Изучение коллекций является важным разделом программы. В совместных проектах с британскими и зарубежными учреждениями исследуется генетическое

разнообразие дикорастущих популяций редких и исчезающих видов хвойных. Подобные же исследования проводятся над культивируемыми хвойными, чтобы оценить их потенциал и значение для введения их в культуру. 2 доклада (**Salma Talhouk, Sawsan Khuri, Myrna Semaan**) были посвящены охране кедра ливанского и других хвойных в Ливане. В докладе **Н. Е. Булыгина** и **Г. А. Фирсова** был обобщен почти 300-летний опыт интродукции азиатских хвойных на северо-западе России в условиях современного потепления климата. В коллекциях Санкт-Петербурга насчитывается 52 вида хвойных азиатского происхождения, однако их культура почти не выходит за пределы арборетумов. Потепление климата может оказать как позитивное, так и негативное воздействие на древесные растения. Однако оно позволяет культивировать незимостойкие и бесперспективные ранее для интродукции хвойные. Необходим постоянный мониторинг над биоклиматической цикличностью с оценкой ее влияния на уровни адаптации хвойных. Завершила конференцию лекция **Kim Tripp** (Нью-Йоркский ботанический сад, США) о новых методах размножения хвойных.

Важное место занимала культурно-ознакомительная программа. Турне перед конференцией (20—22 августа) включало в себя посещение Королевского ботанического сада в Эдинбурге, а также знакомство с лесными коммерческими плантациями хвойных, заповедными территориями, усадьбами, садами и замками Шотландии. В экскурсионную программу после конференции входило посещение известных классических садов и парков южной Англии и знакомство с выдающимися коллекциями хвойных. Одной из них является Хиллиер Арборетум (The Sir Harold Hillier Gardens and Arboretum), где на площади 73 га сосредоточена одна из лучших коллекций древесных растений в мире. Harold Hillier (1905—1985) основал арборетум в 1953 г., и в течение более чем 30 лет здесь было испытано и интродуцировано большое число редких древесных видов из Китая, Мексики, Южной Африки. В 1977 г. арборетум был подарен совету графства Хэмпшир.

Отделение Королевских ботанических садов Кью, Wakehurst Place, содержит большую коллекцию хвойных, так например 52 таксона *Abies*, 30 — *Juniperus*, 64 — *Pinus*. Есть целый ряд редких видов (*Halocarpus bidwillii* (Hook. f. ex Kirk) Quinn, *Saxegothaea conspicua* Lindl.). Здесь осуществляется строительство хранилища для специального банка семян, где в особых условиях будут храниться семена 24 тыс. видов мировой флоры и флоры Великобритании (The Millennium Seed Bank Project).

Была организована выставка шишек и семян хвойных из частной коллекции **Michael Frankis**, насчитывающая около 300 видов (около половины из существующих в природе).

Одним из спонсоров и организаторов Международной конференции по хвойным было Международное дендрологическое общество, в состав которого, к сожалению, входит очень мало российских дендрологов.

Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 III 2000

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2000. Т. 85. № 12) Стр.

ВОДОРОСЛИ — ALGAE

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE FOSSILES

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА», Т. 85, 2000 г.

Обзорные статьи

Оригинальные статьи

Сообщения

Систематические обзоры и новые таксоны

Флористические находки

Методика ботанических исследований

Охрана растительного мира

Числа хромосом

История науки

Юбилеи и даты

Потери науки

Критика и библиография

Хроника

В Русском ботаническом обществе

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2000. VOL. 85. N 12) Page

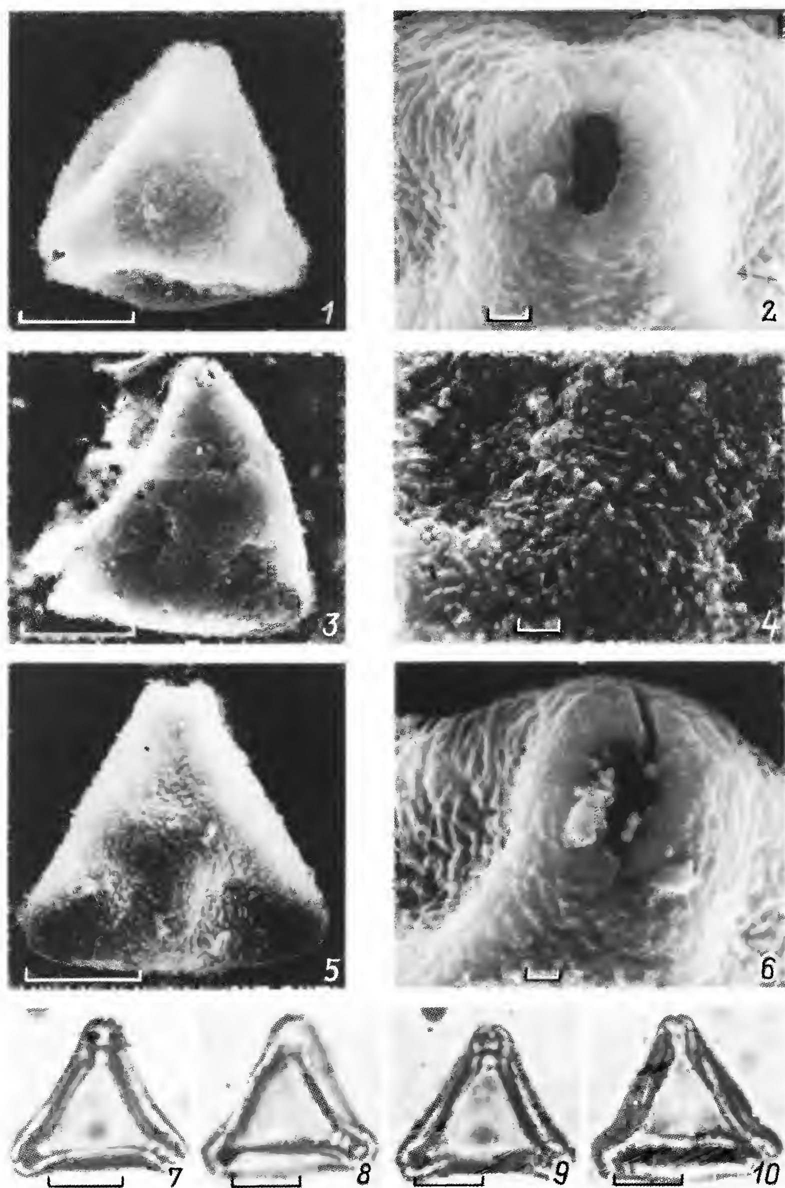


Таблица I. Пыльцевые зерна *Kuprianipollis elegans* в СЭМ (*1—6*) и СМ (*7—10*).

1, 3, 5, 7—10 — общий вид; *2, 6* — апертура; *4* — деталь поверхности тектума. Масштабная линейка: *1, 3, 5, 7—10* — 10 мкм, *2, 4, 6* — 1 мкм.

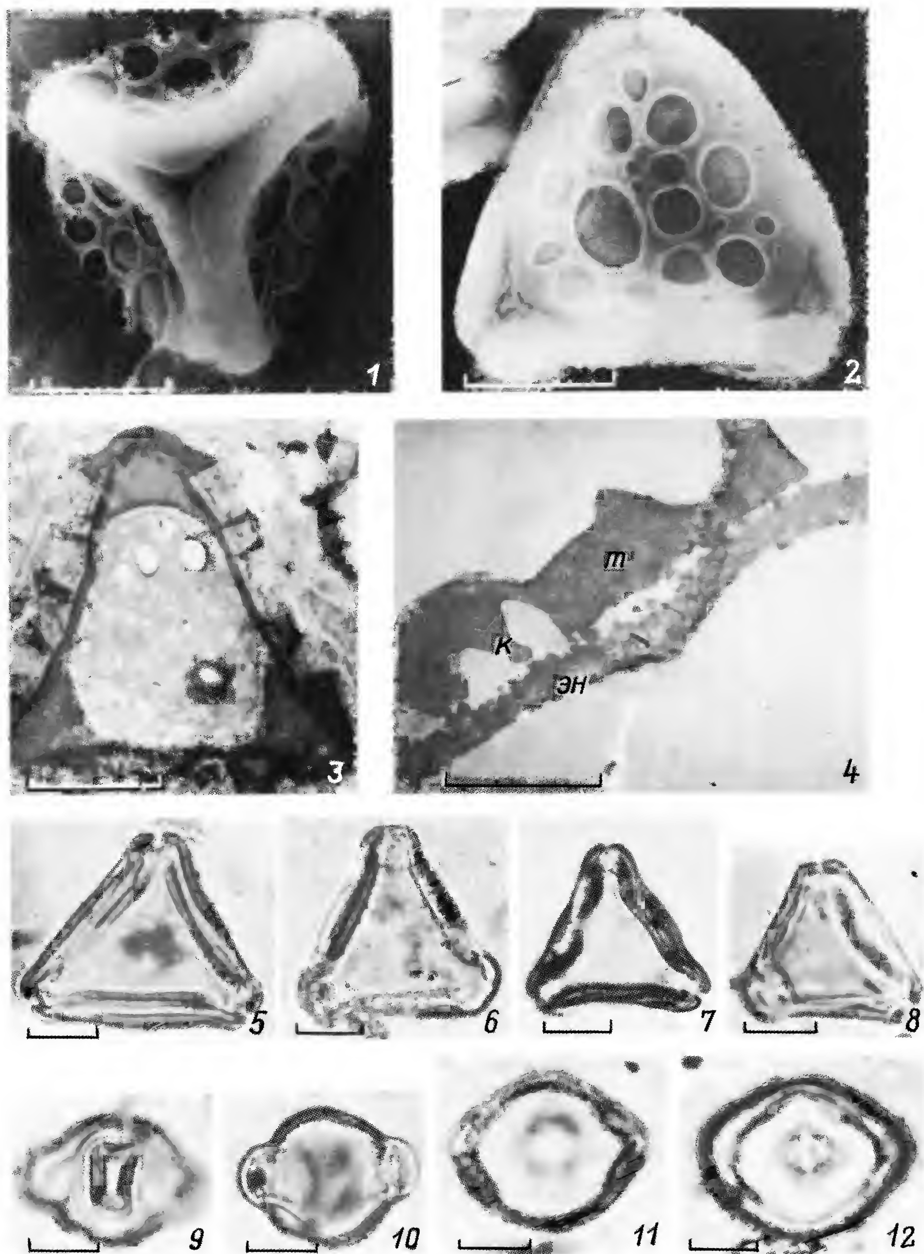


Таблица II. Пыльцевые зерна *Thesium procumbens* (*1—4*), *Kuprianipollis elegans* (*5—7*, *9*, *10*), *Rhoiptelea chilianthа* (*8*, *11*, *12*).

1 — общий вид тетраэдрического пыльцевого зерна с экваториальной стороны, видна 3-лучевая щель, СЭМ; *2* — проксимальное положение пыльцевого зерна, грань имеет ячеистую скульптуру, на углах видны 3-лучевые щели, слегка сдвинутые к полюсу, СЭМ; *3* — ультратонкий срез экзины пыльцевого зерна (пыльцевое зерно стерильное, отсутствует интина), видны 3 апертуры и сильно рассеченный тектум, ТЭМ; *4* — деталь экзины, показывающая ее ультратонкое строение, мощный тектум с ячеями в сечении, колумеллы, поддерживающие его, и ниже расположенная, ламеллятно-гранулярная эндэкзина, ТЭМ. *5—8* — полярная проекция, СМ. *9—12* — экваториальная проекция, СМ. *к* — колумелла, *т* — тектум, *эн* — эндэкзина. Масштабная линейка: *1*, *2*, *3* — 10 мкм, *4* — 1.5 мкм, *5—12* — 10 мкм.

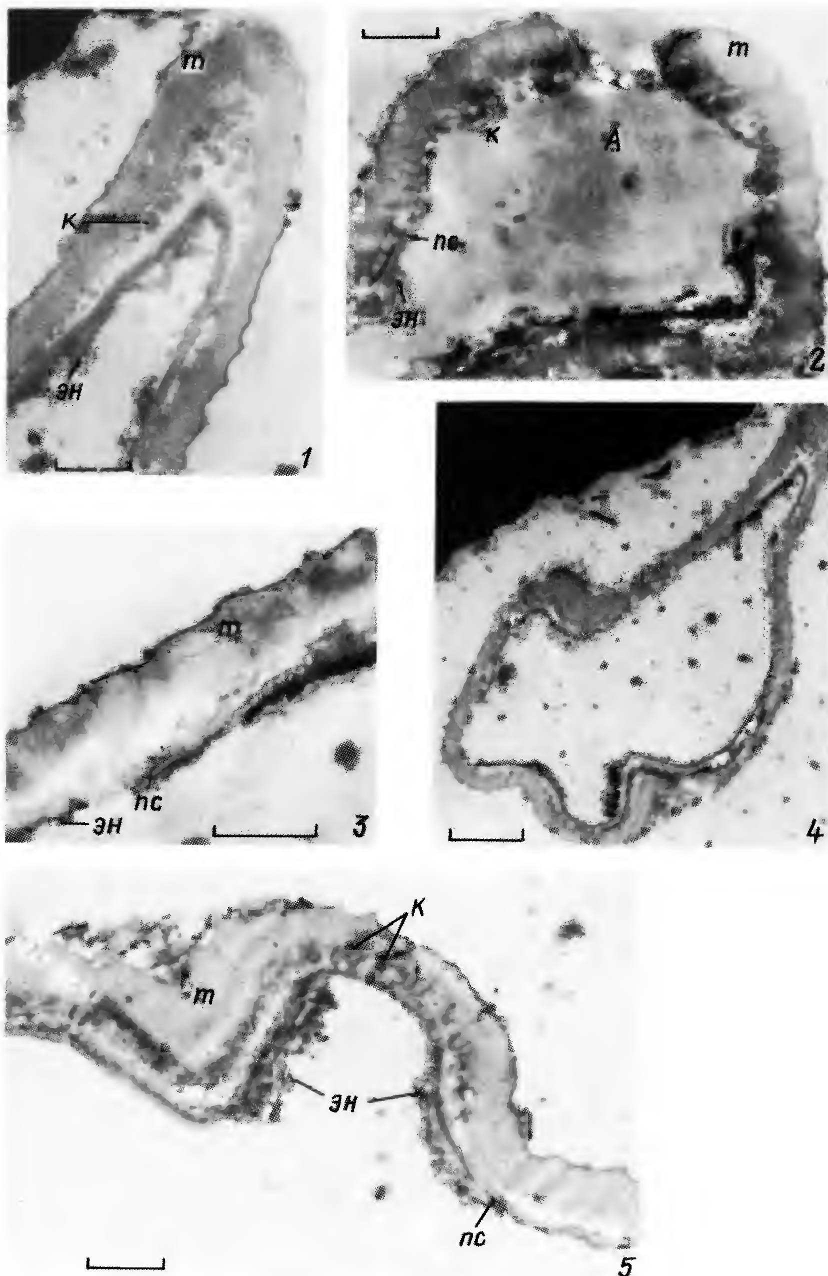


Таблица III. Строение экзины пыльцевого зерна *Kuprianipollis elegans* на ультратонких срезах (ТЭМ).

1 — слегка тангентальный срез через экзину, отчетливо различимы грануловидные колумеллы; *2* — район апертуры, видно, что гомогенный подстилающий слой и мелкогранулярная эндэкзина обрываются на значительном расстоянии от апертуры; *3* — деталь экзины в межапертурной области; *4* — общий вид пыльцевого зерна на тангентальном срезе; *5* — предапертурная область. *пс* — подстилающий слой, *А* — атриум. Остальные обозначения те же, что и в табл. II. Масштабная линейка: *1*, *2*, *3*, *5* — 1 мкм; *4* — 2 мкм.

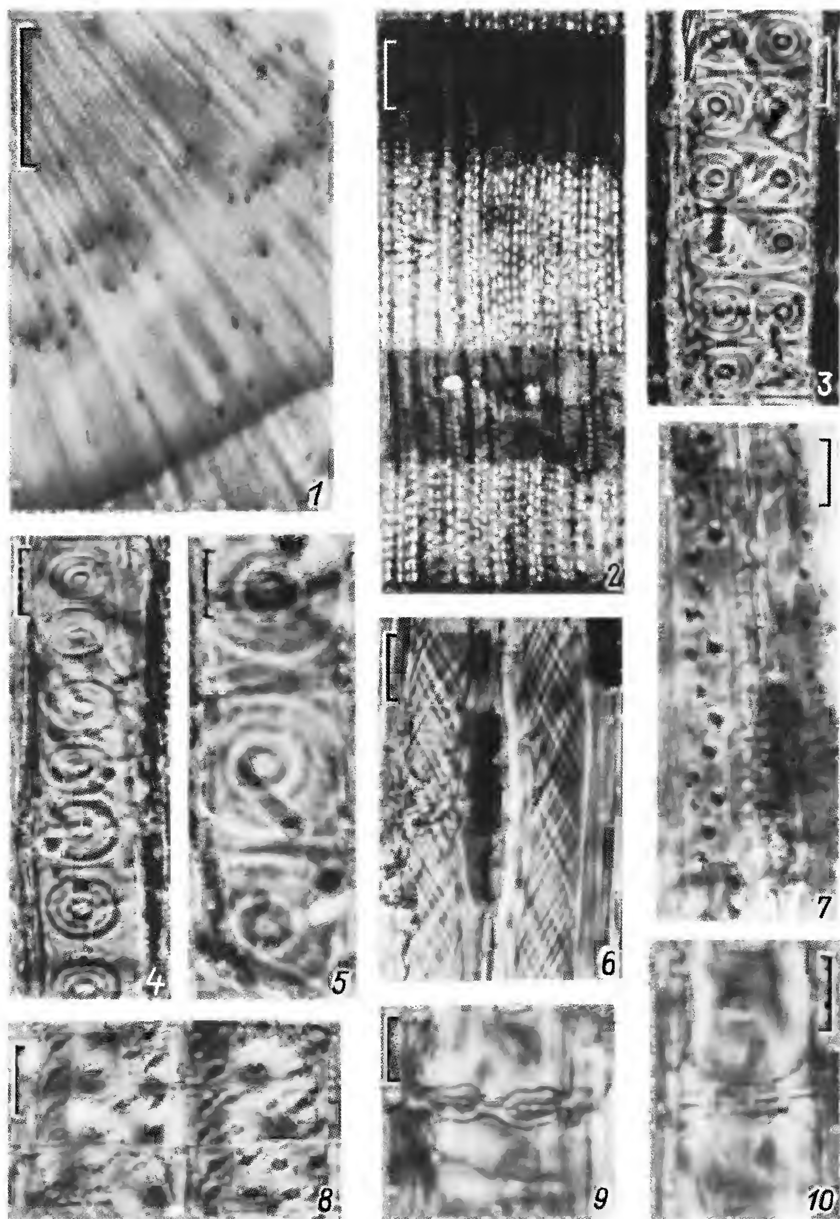


Таблица I. Срезы ствола *Larix olgensis*.

Срезы: *1*, *2* — поперечный; *3—5*, *8* — радиальный; *6*, *7*, *9*, *10* — тангентальный. *1* — обильная диффузная паренхима во 2-м годичном кольце; *2* — годичные кольца в зрелой древесине; *3* — двурядная поровость стенок трахеид, крассулы; *4* — однорядная поровость стенок трахеид; *5* — округлые окаймленные поры на стенках трахеид; *6* — спиральная штриховатость стенок трахеид; *7* — поровость стенок трахеид; *8* — поровость полей перекреста; *9* — поперечные узелковые и 10 — вертикальные пористые стенки клеток тяжевой паренхимы. Масштабная линейка: *1* — 570 мкм; *2* — 356 мкм; *3*, *4*, *6*, *7* — 30 мкм; *5* — 12 мкм; *8* — 17 мкм; *9—10* — 14 мкм.

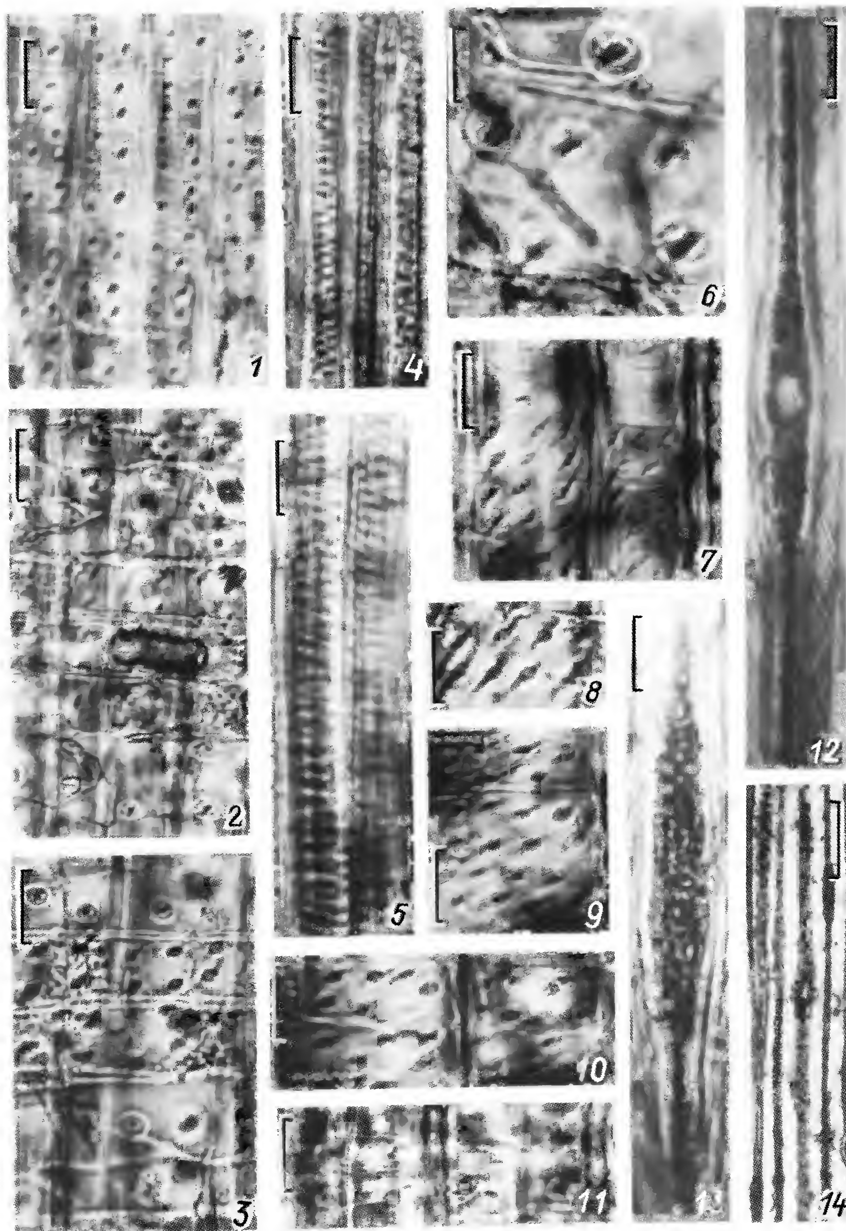


Таблица II. Срезы ствола *Larix olgensis* (продолжение).

Срезы: *1—3*, *5—11* — радиальный; *4*, *12—14* — тангентальный. *1* — поровость полей перекреста в молодой (до 10-го годичного кольца) древесине; *2* — краевые лучевые трахеиды; *3* — краевая и срединная лучевые трахеиды; *4*, *5* — спиральные утолщения на стенках трахеид в молодой древесине; *6* — окаймленные поры на стенках лучевых трахеид; *7—10* — поровость полей перекреста; *11* — луч из лучевых трахеид; *12* — горизонтальный смоляной ход в дву-трехрядной части луча; *13* — горизонтальный смоляной ход в трехрядной части луча; *14* — горизонтальный смоляной ход в двурядной части луча. Масштабная линейка: *1—4* — 30 мкм; *5* — 19 мкм; *6* — 12 мкм; *7—11* — 17 мкм; *12*, *13* — 52 мкм; *14* — 115 мкм.

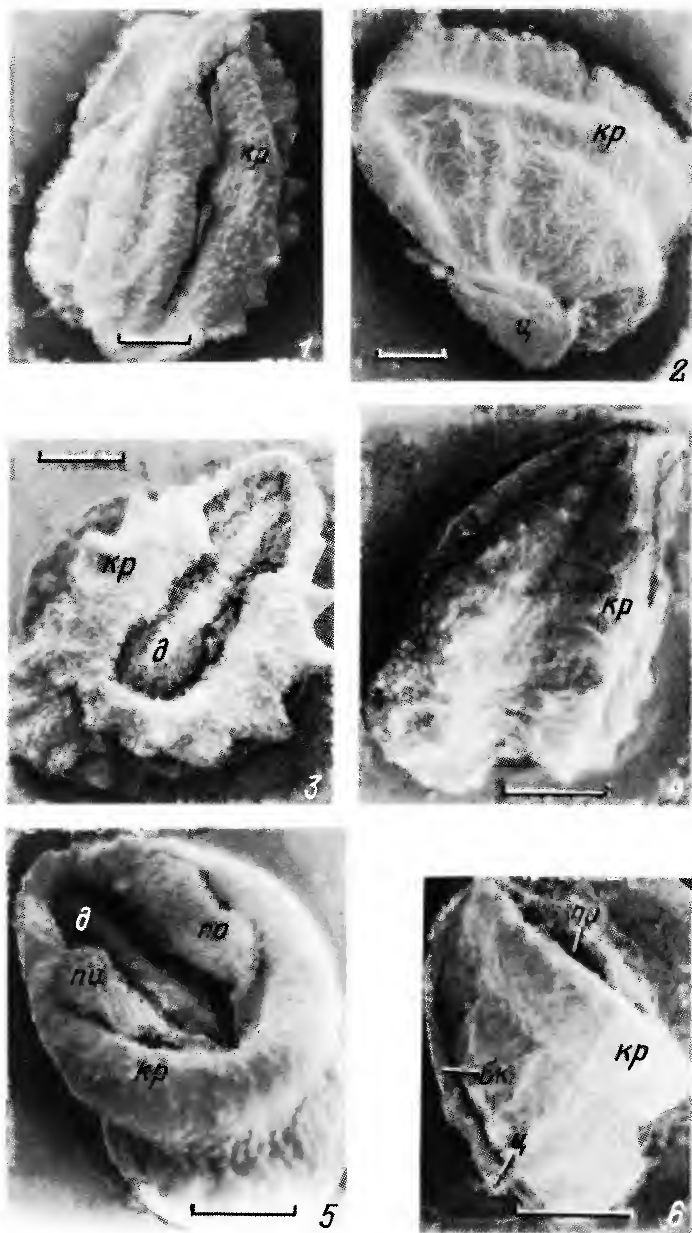


Таблица I. Эремы *Craniospermum*: *C. echioides* (*1*, *2*), *C. mongolicum* (*3*, *4*), *C. tuvinicum* (*5*, *6*).

1, *3*, *5* — вид сверху со стороны спинки; *2*, *4*, *6* — вид сбоку. Обозначения те же, что и на рис. 2. Масштабная линейка — 1 мм.

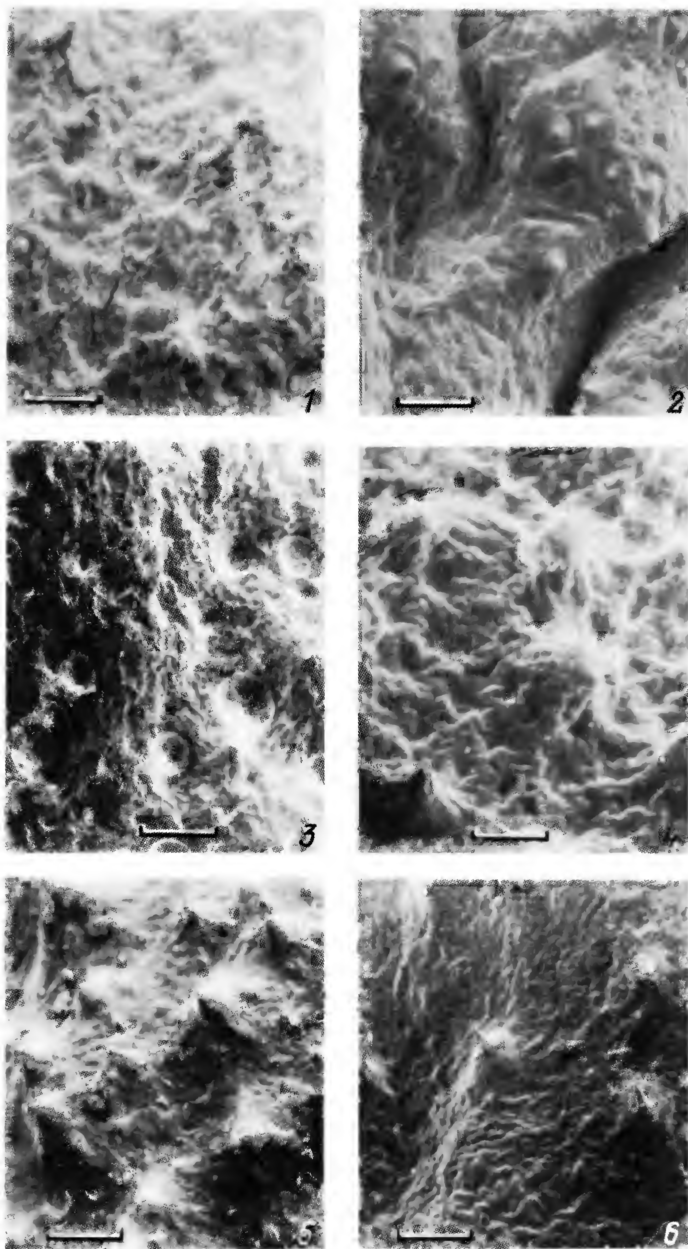


Таблица II. Скульптура поверхности эремов видов рода *Craniospermum.*
1 — *C. subvillosum*, *2* — *C. canescens*, *3* — *C. subfloccosum*, *4* — *C. echioides*, *5* — *C. mongolicum*, *6* — *C. tuvinicum*.
Масштабная линейка — 50 мкм.

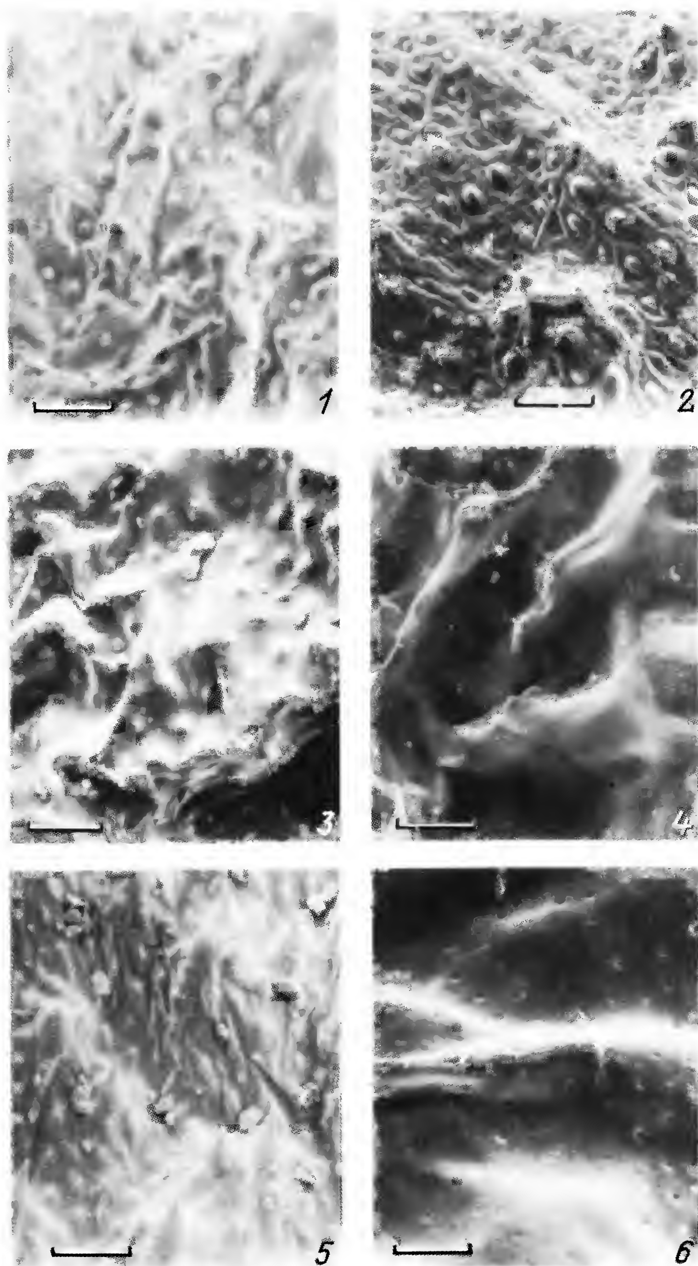


Таблица III. Скульптура поверхности крыла эремов у видов рода *Craniospermum*.

1 — *C. subvillosum*, *2* — *C. canescens*, *3* — *C. subfloccosum*, *4* — *C. echioides*, *5* — *C. mongolicum*, *6* — *C. tuvinicum*. Масштабная линейка — 50 мкм.

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2000. Т. 85. № 12) Стр.

в Ботаническом журнале за 2000 г.

В № 9 на стр. 90—91 была допущена опечатка (два раза воспроизведена стр. 90). Далее приводится исправленный текст.

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав и биомасса водорослей (г/м^2) в ламинариевом фитоценозе из экперимента № 1 и в контрольном фитоценозе

Фитоценоз	Контрольный	Экспериментальный			
Возраст фитоценоза		1 год	2 года	3 года	4 года
Годы наблюдений	1996	1995	1996	1997	1998
Число проб	3	3	5	3	3
Chlorophyta					
Cladophora rupestris (L.) Kütz.	+		+	+	
Chaetomorpha melagonium (Web. et Mohr) Kütz.	+			+	
Ulothrix pseudoflacca Wille	+				
Acrosiphonia arcta (Dillw.) J. Ag.	+		+	+	
A. flagellata Kjellm.	0.5 ± 0.5	+	+		+
A. sonderi (Kütz.) Komm.	0.7 ± 0.5		+		
Spongomorpha aeruginosa (L.)Hoek	+		+		
Monostroma grevillei (Thur.) Wittr.	+				
Enteromorpha intestinalis (L.) Link	+				
E. prolifera (Müll.) J. Ag.	+		+		
Ulvaria obscura (Kütz.) Gayral	0.2 ± 0.2	13.4 ± 13.3	0.5 ± 0.3	+	0.7 ± 0.7
Phaeophyta					
Pilayella varia Kjellm.	35.2 ± 22.3		+	11.4 ± 7.0	188.1 ± 180.2
P. litoralis (L.) Kjellm.	0.3 ± 0.3				5.3 ± 4.4
Ectocarpus confervoides (Roth) Le Jolis	18.4 ± 18.4		9.8 ± 9.8		5.3 ± 4.4
E. fasciculatus Harv.				+	
E. siliculosus (Dillw.) Lyngb.					0.7 ± 0.7
E. hiemalis Crouan	+	9.8 ± 9.8			
Ectocarpus sp.	+	+			
Chordaria flagelliformis (Müll.) Ag.	4.5 ± 4.5				
Haplospora globosa Kjellm.	+				
Sphacelaria plumosa Lyngb.	5.7 ± 5.2		+	+	0.7 ± 0.7
Scytosiphon lomentaria (Lyngb.) Link			+		+
Petalonia fascia (Müll.) Kuntze	+				
Litosiphon filiformis (Reinke) Batters				+	
Stictysiphon fortilis (Rupr.) Reinke	0.2 ± 0.2	+	+		

Dictyosiphon chordaria Aresch.	0.9 ± 0.9				
Desmarestia aculeata (L.) Lamour.	412.2 ± 284.3	+	1.5 ± 1.1	1.30.7	101.358.9
D. viridis (Müll.) Lamour.	+				
Saccorhiza dermatodea (De la Pyl.) J. Ag.	+	146.7 ± 146.7			
Chorda tomentosa Lyngb.	10.3 ± 10.3				
Laminaria digitata (Huds.) Lamour.	2123 ± 1220.1				
L. saccharina (L.) Lamour.	2874.2 ± 2518.5	7866.7 ± 3806.1	28402.6 ± 13381.5	33016.8 ± 2660.9	52463.1 ± 4294.3
Alaria esculenta (L.) Grev.	526.5 ± 524.8		56.0 ± 56.0	3.3 ± 3.3	
Fucus distichus L.	2.1 ± 2.1		4.6 ± 4.6		
F. serratus L.	0.7 ± 0.7				
F. vesiculosus L.	13.1 ± 10.4				
Rhodophyta			1.0 ± 1.0	+	
Porphyra abyssicola Kjellm.	+				
Audouinella efforescens (J. Ag.) Papenf.	+				
Hidenbrandtia rubra (Sommerf.) Menegh.	+			+	
Corallinaceae Lamour.	+			+	
Corallina officinalis L.	+				
Euthora cristata (L.) J. Ag.	3.2 ± 3.2				
Cystoclonium purpureum (Huds.) Batt.	+		+		1.9 ± 1.7
Fimbrifolium dichotomum (Lepech.) Hansen	1.5 ± 1.5		+		
Coccotylus truncatus Wynne et Heine	2.7 ± 2.7				
Palmaria palmata (L.) Kuntze	386.7 ± 385.2		+	103.3 ± 96.4	54.7 ± 39.8
Devaleraea ramentacea (L.) Guiry				0.7 ± 0.7	
Ceramium circinatum (Kütz.) J. Ag.	2.9 ± 2.7	+	+		
C. rubrum (Huds.) Ag.					0.9 ± 0.9
Ptilota plumosa (L.) Ag.	4.2 ± 2.1		2.6 ± 2.6		+
Pantoneura baerli (P. et R.) Kyl.	+		+		
Phycodrys rubens (L.) Batt.	16.4 ± 15.0		+		
Polysiphonia urceolata (Lightf.) Grev.	5.7 ± 2.8		1.2 ± 1.1		
P. arctica J. Ag.	+	+	+	+	+
P. nigrescens (Smith) Grev.	+		0.7 ± 0.6		
Rhodomela confervoides (Huds.) Silva	3.6 ± 3.6		+	+	43.5 ± 42.3
Odonthalia dentata (L.) Lyngb.	40.5 ± 15.6		+	14.7 ± 12.7	0.5 ± 0.5
Биомасса фитоценоза	6496.6 ± 3555.7	8026.9 ± 3963.7	28490.7 ± 13371.0	33151.8 ± 2661.4	52866.8 ± 4280.2
Число видов	51	8	31	19	17
Видовая насыщенность	314.6	41.0	10.8 ± 3.8	12.3 ± 2.7	9.7 ± 1.7

Индек
70056

